© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Evolution der Säugetiere (Mammalia): Molekularbiologie versus Paläontologie

E. Thenius

Abstract: A review of the newest molecularbiological data for the Proto-, Meta- and Eutheria with several supertrees. Particularly the molecular evidence for four major clades of placental mammals: Xenarthra, Laurasiatheria, Euarchonta + Glires and Afrotheria. Molecular evidence is strong supported a monophyly of the northern hemisphere group (Boreoeutheria with Laurasiatheria and Euarchonta + Glires). In the southern hemisphere group (= Afrotheria and Xenarthra) the Afrotheria are monophyletic. Within the Afrotheria the clades Tethytheria (Proboscidea + Sirenia) and Paenungulata (Proboscidea + Sirenia + Hyracoidea) are confirmed by molecular evidence. The name for the new (sub-)clade Afrosoricida for Chrysochloroidea and Tenrecoidea (Waddell et al. 1999) is preoccupied by the Zalambdodonta Gill (1884). The Xenarthra are an early monophyletic branch of placental mammals. It is consistent with the Epitheria Conception (McKenna 1975). The molecular evidence for the superorder Cetartiodactyla (Cetacea + Artiodactyla) confirms the suggested relationships from the morphological evidence for the close affinities between whales and artiodactyls.
The molecular evidence is very important for the estimate relationships from "adaptative" strong alterated species (e.g. Aye-Aye, Polar Bear, Giant Panda, Aardvark, whales and dolphins), because the "adaptative" evolution is more quickly than the molecular evolution.

Key words: Phylogeny of mammals, molecular evolution, "adaptive" evolution, supertrees, Xenarthra, Afrotheria, Euarchonta, Glires, Laurasiatheria.

Was ist ein Säugetier?

Säugetiere werden in der Regel als Wirbeltiere definiert, die ihre Jungen mit Milch säugen, ihre Körpertemperatur mehr oder weniger konstant halten können (Homöothermie), ein Haarkleid und drei Gehörknöchelchen besitzen. Das Kiefergelenk ist als Squamoso-Dentalgelenk ausgebildet. Es sind dies sog. „Schlüsselmerkmale" der Säugetiere.

Eine Definition, die für die Kloakentiere oder Eierleger (Monotremata mit Schnabeltier und Ameisenigel; die Zusammengehörigkeit dieser äußerlich stark unterschiedlichen Kloakentiere ist durch etliche Synapomorphien gesichert) nur bedingt zutrifft (die Jungen lecken die aus den Milchdrüsen des Muttertieres austretende Milch auf), ganz abgesehen davon, dass sie im Gegensatz zu den übrigen rezenten Säugetieren keine lebenden Jungen zur Welt bringen, sondern Eier legen, wie die meisten Reptilien. Ferner besitzen sie wie diese eine Kloake und einen reptilhaften Schultergürtel. Im Innenohr ist keine eingerollte Cochlea (Schnecke) ausgebildet.

Damit ist ein Evolutionsgeschehen angesprochen, das als **Mosaikmodus** oder **Heterobathmie der Merkmalsevolution** bezeichnet wird, zugleich aber die Frage aufwirft, sind die Säugetiere lediglich ein evolutives Niveau oder eine monophyletische, also nur einmal entstandene Gruppe. Fossilfunde lassen vermuten, dass die Entstehung des sekundären Kiefergelenkes und damit auch die drei Gehörknöchelchen als schallleitender Apparat im Mittelohr nicht nur einmal im Lauf der Evolution, sondern zweimal oder sogar mehrmals entstanden sein könnte (Maisch 2005).

Die obige Definition, mit der die Zuordnung der Monotremen zu den übrigen Säugetieren diskutabel erscheint, enthält auch physiologische Eigenschaften, die an fossilen Wirbeltieren nicht oder kaum beurteilt werden können. Dies erschwert die Abgrenzung von anderen Wirbeltieren noch zusätzlich, so dass sich der Paläontologe auf fossil erhaltungsfähige Merkmale beschränken muß, wie das Squamoso-Dentalgelenk als sog. sekundäres Kiefergelenk und drei Gehörknöchelchen im Mittelohr (vgl. Kasten).

Amphibien und Reptilien besitzen lediglich ein Gehörknöchelchen (Columella auris), was seinerzeit Anatomen veranlasst hat, eine stammesgeschichtliche Ableitung der Säugetiere von Reptilien abzulehnen. Eine Auffassung, die insofern zutrifft, als die Stammform der

Denisia **20**, zugleich Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen Neue Serie **66** (2007): 723-744

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Nach der eingangs erwähnten Definition durch sog. „Schlüsselmerkmale" sind das Schnabeltier (*Ornithorhynchus anatinus*) und die Schnabeligel (Gattungen *Zaglossus* und *Tachyglossus*) als Angehörige der Monotremata durch **synapomorphe Merkmale** (sekundäres Kiefergelenk und drei Gehörknöchelchen) als Säugetiere ausgewiesen. Sie besitzen lediglich zahlreiche **ursprüngliche** (**plesiomorphe**) **Merkmale**, wie sie für Reptilien kennzeichnend sind (z. B. Oviparie, Neonaten mit Eizahn, Kloake, keine Ohrmuscheln, keine eingerollte Cochlea, freie Halsrippen, „reptilhafter" Schultergürtel, Ausbildung der Chromosomen, der roten Blutkörperchen und der Spermien). Damit ist zugleich die Frage der **Lesrichtung der Evolution** aufgeworfen, die zweifellos von „reptilartigen" zu säugetierartigen Merkmalen verläuft. Ein weiteres, damit verbundenes Problem sei hier aufgezeigt. Reptilien und Säugetiere sind zwei höhere taxonomische Einheiten, die gegenwärtig eindeutig voneinander getrennt und damit auch leicht unterscheidbar sind.
Mit der im Kapitel 2 diskutierten stammesgeschichtlichen Herkunft der Säugetiere ist zwangsläufig auch der Begriff **Makroevolution** (von FILIPCHENKO 1927 geprägt) für die transspezifische, d. h. die über das Artniveau hinausgehende organismische Evolution verbunden und damit die „Entstehung" höherer taxonomischer Einheiten (z. B. Gattung, Familien, Ordnung, Klasse). Letztere sind zweifellos fiktive, also künstliche Konstruktionen, die jedoch bei der Beurteilung verwandtschaftlicher Beziehungen nützlich bzw. notwendig sind. Wie die Genetik belegt, gibt es keine Makromutationen, die plötzlich zur Entstehung von Kategorien, wie etwa Klassen (als solche gelten Reptilien und Säugetiere) geführt haben. Die Artbildung erfolgt einerseits durch **Speziation**, d. h. Aufspaltung einer Art in zwei Folgearten oder – was von Kladistikern grundsätzlich abgelehnt wird – durch **Transformation**, also Umwandlung einer Art im Laufe der Zeit in eine neue Art. Dies führt – wie AX (1995) postuliert hat – dazu, dass eine Stammart als Stammlinie über Jahrmillionen hindurch bestanden hat und im konkreten Fall aus bereits zur Karbonzeit existierenden Reptilien (Synapsida) im frühen Mesozoikum die Säugetiere hervorgebracht hat.
Fossilfunde sind übrigens die einzigen **realhistorischen Belege** für die Stammesgeschichte, die zugleich für die Kalibrierung (= Eichung) von sog. „molekularen Uhren" herangezogen werden, wenn es darum geht, den mutmaßlichen Zeitpunkt der Aufspaltung von taxonomischen Einheiten in der Vorzeit zu beurteilen (schätzen). Die Molekularbiologie kann (von äußerst seltenen Ausnahmen abgesehen) ihre Analysen und Befunde nur an rezenten Organismen vornehmen bzw. gewinnen. Andererseits können Fossilfunde kaum oder nur indirekt Auskunft geben über physiologische Eigenschaften, wie etwa Art der Fortpflanzung, Brutpflege und Temperaturregelung (vgl. KERMACK & KERMACK 1984).

Säugetiere nicht unter rezenten Reptilien (= Sauropsida) zu suchen ist. Woher kommen also die Säugetiere? Diese Frage soll uns im nächsten Kapitel beschäftigen.

Die stammesgeschichtliche Herkunft der Säugetiere

Die stammesgeschichtliche Herkunft der Säugetiere ist von Zoologen lange diskutiert worden. So sehr die rezenten Monotremen auch für eine solche von Reptilien zu sprechen schien, so stand einer Abstammung von Reptilien die Tatsache entgegen, dass – wie bereits erwähnt – Säugetiere **drei Gehörknöchelchen** (Hammer, Amboß und Steigbügel), Reptilien hingegen stets nur **ein Gehörknöchelchen** (Columella) im Mittelohr besitzen. Die Natur kann nicht wie ein Techniker plötzlich zusätzliche Elemente einbauen, wie sie für eine verstärkte Effizienz bei der Schallübertragung erforderlich wären. Woher kamen die zusätzlichen Gehörknöchelchen bei den Säugetieren, nämlich Hammer (Malleus) und Amboß (Incus)? Die Columella entspricht dem Steigbügel (Stapes), sie sind als morphologisch einander homologe Elemente zu bezeichnen.

Dazu ist es notwendig, sich die Situation bei Reptilien anzusehen: Bei diesen ist das Kiefergelenk als Quadrato-Articulargelenk und damit als primäres Kiefergelenk ausgebildet, wobei das Quadratum als Schädelknochen mit dem Articulare als Unterkieferelement das Gelenk bildet. Der Unterkiefer selbst besteht bei Reptilien aus zahlreichen Knochen (Angulare, Articulare, Coronoid, Dentale, Praearticulare, Supraangulare und Spleniale). Bei den rezenten (erwachsenen) Säugetieren wird der Unterkiefer ausschließlich aus dem Dentale gebildet.

Auf Grund vergleichend-embryologischer Untersuchungen an rezenten Reptilien und Säugetieren homologisierte der deutsche Anatom C. REICHERT bereits im Jahr 1837 Hammer und Amboß der Säugetiere mit dem Quadratum und Articulare der Reptilien. Nach dieser Auffassung hätten sich die Elemente des primären Kiefergelenkes der Reptilien in das Mittelohr der Säugetiere verlagert. Diese, später durch den Zoologen GAUPP (1913) fundierte und seither als Reichert-Gaupp'sche Theorie bezeichnete Interpretation wurde ursprünglich von vielen Anatomen mit der Begründung abgelehnt, derart anzunehmende Zwischenformen seien nicht lebensfähig und könnten daher gar nicht existiert haben. Setzte doch diese Theorie eine Umwandlung von zwei Elementen des Kauapparates in solche des Gehörapparates und damit einen **Funktionswechsel** voraus. Da die Evolution nur in kleinen Schritten durch Mutationen als **Mikroevolution** erfolgt, müssten derartige Zwischenformen tatsächlich existiert haben. Den Nachweis derartiger Übergangsformen und die Art und Weise wie die Natur das Problem meisterte konnte die Paläontologie durch Fossilfunde tatsächlich liefern.

So sind etwa mit *Probainognathus* (Fam. Probainognathidae) aus der jüngeren Mittel-Trias von Südamerika und *Diarthrognathus* (Fam. Tritheledontidae) aus der Ober-Trias von Südafrika Angehörige von Therapsiden (= „mammal-like reptiles") überliefert, die in ihren Merkmalen zwischen Reptilien (Synapsida) und Säugetieren (Mammalia) vermitteln, indem sie ein Doppelgelenk besitzen (Abb. 1). Dieses Doppelgelenk besteht aus dem primären Quadrato-Articulargelenk und dem lateral davon liegenden Squamoso-Dentalgelenk. Bei der Entstehung des Säugetiertyps konnten Quadratum und Articulare in das unmittelbar benachbarte Mittelohr verlagert werden und –zusammen mit dem Stapes – die Funktion von Gehörknöchelchen übernehmen.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Die zunächst aus den Lagebeziehungen der einzelnen Knochen zueinander durch REICHERT postulierte Homologie der einzelnen Elemente wurden nicht nur durch das Fossilmaterial bestätigt, sondern auch durch embryologische Untersuchungen (MAIER 1993) an rezenten Beuteltieren. Bei Neonaten im Beutelstadium ist bei Beutelratten (*Marmosa*) noch das primäre Kiefergelenk während der Säugephase, als die Zitze vom Mund umwachsen war und die Kiefer noch keine Kaufunktion ausgeübt hatten, ausgebildet. Nicht uninteressant ist in diesem Zusammenhang, dass bei Beutelratten (z. B. *Monodelphis*) die Eischale noch im Körper des Muttertieres aufgelöst wird, d.h. ein „intra-uterines" Schlüpfen aus dem Ei stattfindet.

Nun aber zu den Therapsiden (= säugetierähnliche Reptilien) unter denen die Stammform (en) der Säugetiere zu suchen sind. Es sind dies Reptilien, die zur Perm- und Triaszeit eine Fülle von Formen hervorgebracht haben. Mit der Erkenntnis, dass die Therapsiden die Stammgruppe der Säugetiere bilden, ist zugleich die durch Fossilfunde dokumentierte frühe Trennung der beiden Großgruppen unter den Reptilien bestätigt, nämlich die der Sauropsida bzw. Diapsida (aus denen letztlich auch die Vögel hervorgingen) und die Synapsida mit den Säugetieren als Endformen: Diese Trennung erfolgte auf Grund von Fossilfunden bzw. nach der Schätzung über molekularbiologische Daten (KUMAR & HEDGES 1998) bereits in der späten Karbonzeit vor mehr als 300 Millionen Jahren. Die zu den Säugetieren führenden Reptilien werden nach dem Schädelbau als Synapsida bezeichnet und den übrigen Reptilien (= Eureptilia) gegenübergestellt. Somit lässt sich zwar diskutieren, ob die Säugetiere tatsächlich von Reptilien abstammen, nicht jedoch, dass ihre Stammformen unter den Therapsiden zu suchen sind. Zugleich muß jedoch die Frage offen bleiben, ob das evolutive Niveau Säugetier einmal oder mehrmals erreicht wurde (MAISCH 2005). Darüber noch einige Bemerkungen im folgenden Kapitel.

Säugetiere im Zeitalter der Dinosaurier

Bis vor wenigen Jahren herrschte die Meinung vor, dass im Mesozoikum (Trias, Jura und Kreide) nur kleine maus- bis rattengroße Säugetiere existierten, die terrestrisch oder arboricol (kletternd) lebten. Erst in jüngster Zeit konnten, z.T. durch gezielte Ausgrabungen, vermehrt Fossilreste von Säugetieren geborgen werden, die nicht nur Zähne und Schädel umfassten, sondern auch ± vollständige postcraniale Skelette. Diese zeigten, dass bereits zur Jurazeit Säugetiere mit deutlichen Anpassungen an eine grabende bzw. schwimmende Lebensweise existierten. Erwähnt seien hier nur *Castorocauda lutrasimilis* und *Haldanodon expectatus* als Angehörige der Docodonta sowie *Fruitafossor windscheffeli* als vermutlicher Vertre-

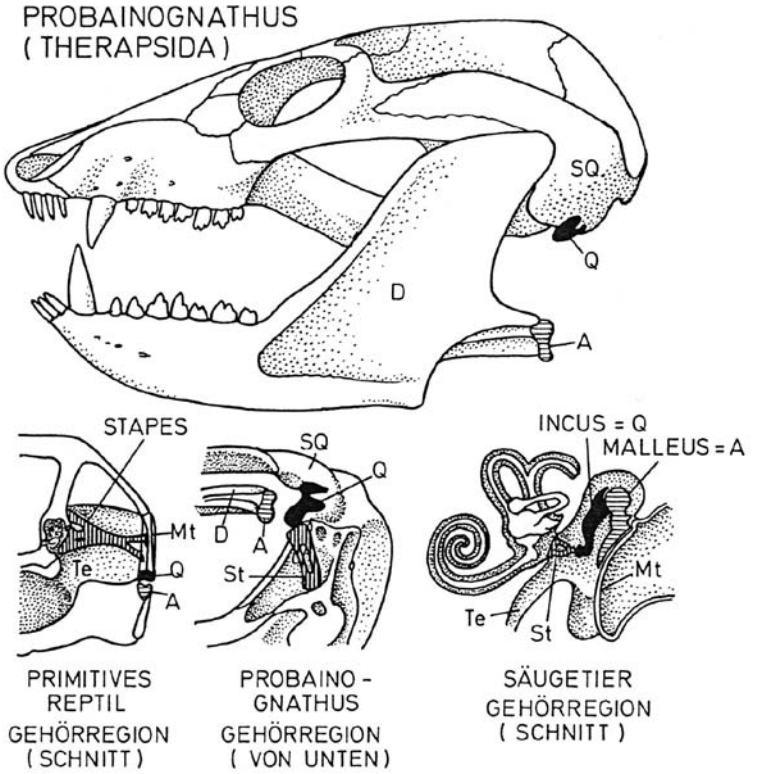


Abb. 1: Kiefergelenk und Gehörknöchelchen bei „Reptilien" (Therapsida) und Säugetieren. *Probainognathus* aus der Mittel-Trias von Südamerika als Vertreter der Cynodontia unter den Therapsida als Doppelgelenker. Das Quadrato-Articulargelenk als primäres Kiefergelenk neben dem Squamoso-Dentalgelenk als sekundäres Kiefergelenk. Quadratum und Articulare der Therapsiden sind dem Amboss (Incus) und Hammer (Malleus) der Säugetiere homolog; aus THENIUS (1976b). A Articulare, C Cochlea, D Dentale, Mt Membrana tympani, SQ Squamosum, St Steigbügel = Stapes, Te Tuba eustachii.

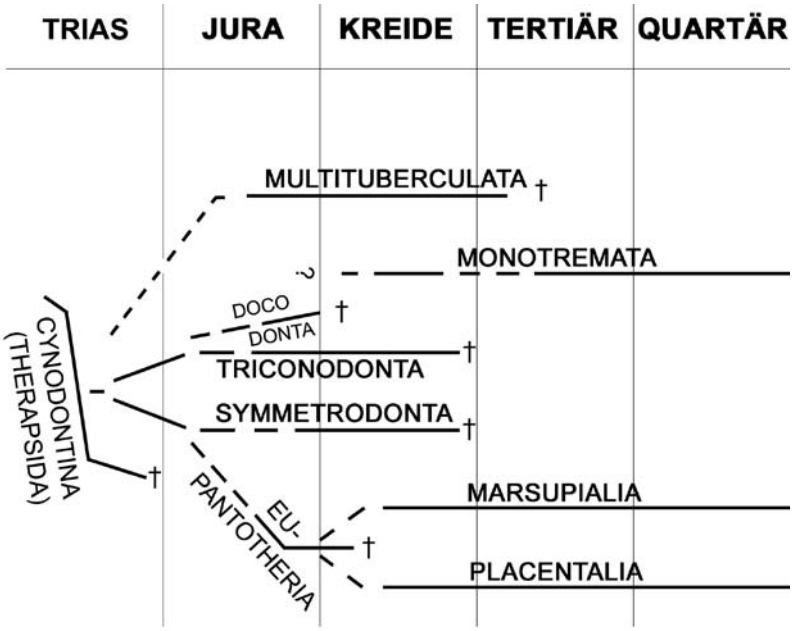


Abb. 2: Die mesozoischen Säugetiergruppen und die vermutliche stammesgeschichtliche Herkunft der heutigen Säugetiere.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

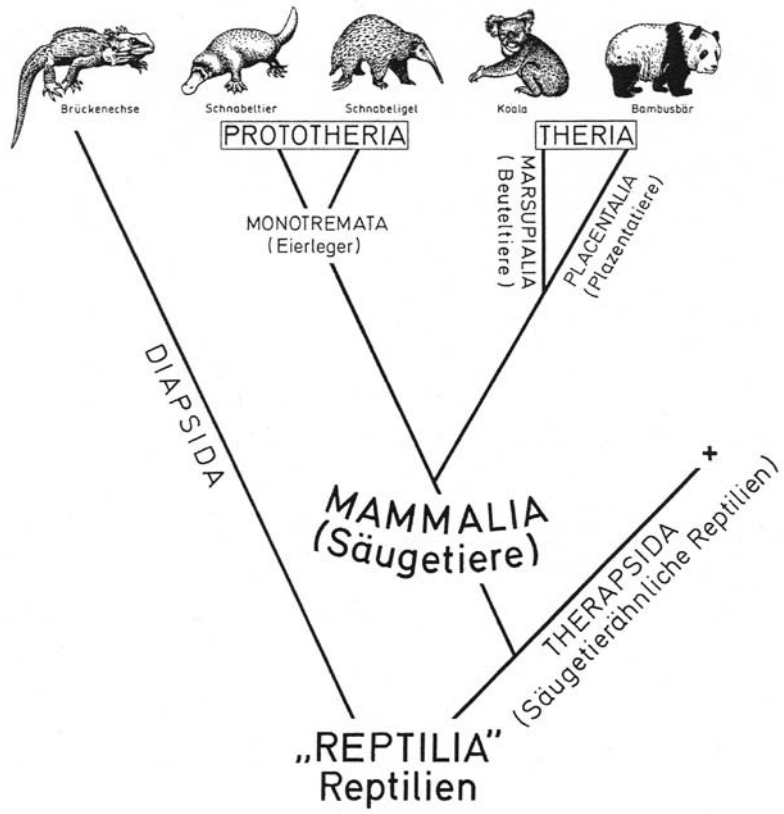


Abb. 3: Die Großgruppen („crown groups") der Säugetiere (Theria mit den Beutel- und den Placentatieren sowie die Prototheria mit den Eierlegern), aus THENIUS (2000).

ter der Triconodonta (MAISCH 2006). Diese Säugetiere zeigen im postcranialen Skelett Anpassungen, wie sie einerseits beim heutigen Schnabeltier (*Ornithorhynchus anatinus*), andererseits bei rezenten „Insektenfressern" (Lipotyphla) aus der Verwandtschaft der Maulwürfe (z. B. Desmane wie *Desmana moschata*) bestens bekannt sind.

Berücksichtigt man lediglich die Ernährungsweise, die aus dem Gebiss erschlossen werden kann, so reicht die Palette der mesozoischen Säugetiere von insectivoren über carnivoren und omnivoren bis zu rein herbivoren Typen. Letztere sind vornehmlich unter den in der jüngeren Jura- und in der Kreidezeit artenreich vertretenen Multituberculata zu finden und erreichen mit den Gondwanatheria (z. B. *Gondwanatherium* und *Ferugliotherium*) in der jüngeren Kreidezeit auf der Südhemisphäre (Gondwana) mit hypsodonten, also hochkronigen und dauernd wachsenden Backenzähnen Formen, wie sie Jahrmillionen später erst durch Nagetiere (Rodentia) im Känozoikum (Erdneuzeit) entwickelt wurden (KRAUSE & BONAPARTE 1990). Als Futterpflanzen der mesozoischen Säugetiere kommen Cycadeen, Koniferen, Palmen und andere Angiospermen in Betracht. Ob bereits damals Gräser (Poaceen) existiert haben, wie Molekularbiologen annehmen, ist fraglich, auch wenn in jüngster Zeit in Koprolithen von Dinosauriern Phytolithen von Gräsern nachgewiesen werden konnten (KULL 2006).

Zu den Docodonta und Multituberculata kommen noch etliche weitere Säugetiergruppen, wie die bereits erwähnten Triconodonta, die Symmetrodonta und die (Eu-)Pantotheria, die jeweils durch eigene Merkmalskombinationen charakterisiert sind. Aus letzteren haben sich vermutlich in der älteren Kreidezeit die Theria mit den Beuteltieren (Marsupialia mit *Sinodelphys*) und den Placentatieren (Placentalia oder Eutheria mt *Eormaia*) entwickelt (Abb. 2) (vgl. KIELAN-JAWOROWSKA et al. 2004).

Nach den bisherigen Fossilfunden sind Beuteltiere nicht vor den Placentatieren entstanden, sondern gleichzeitig, auch wenn manche molekularbiologische Befunde für erstere Annahme sprechen (KUMAR & HEDGES 1998). Abgesehen von den Backenzähnen (Zahl und Ausbildung der Zahnkronen), die einen derartigen Evolutionsverlauf erkennen lassen, sind altertümliche Merkmale, wie etwa zwei Beutelknochen für die Pantotheria charakteristisch. Derartige Beutelknochen finden sich übrigens auch bei den ältesten Eutheria (Proteutheria; z. B. *Kennalestes* aus der Kreidezeit). Damit wollen wir uns der Großgliederung der Säugetiere zuwenden.

Die Großgliederung der Säugetiere

Betrachtete man ursprünglich die Säugetiere als Vertreter von drei aufeinanderfolgenden Entwicklungsstufen, was auch in der Namensgebung Prototheria (für die Monotremata), Metatheria (für die Beuteltiere) und Eutheria (für die Placentatiere) zum Ausdruck kommt, so zeigte sich, dass es sich um jeweils unabhängig voneinander entstandene Großgruppen handelt, deren Ursprung verschieden weit zurückliegt. Die Monotremen (Eierleger) bilden die Schwestergruppe der Theria (Marsupialia und Placentalia), während Beutel- und Placentatiere Schwestergruppen und zugleich die sog. Kronengruppen der Säugetiere sind (Abb. 3). Nach WIBLE & HOPSON (1993) bilden die Monotremen die Schwestergruppe der Multituberculaten, nach KIELAN-JAWOROWSKA et al. (1987) sind die Eierleger Abkömmlinge prä-tribosphenischer Theria. Die stammesgeschichtliche Herkunft der Eierleger ist bis heute ungeklärt, ihre Entstehung erfolgte jedoch längst vor jener der Theria. Die heutigen Eierleger und keineswegs primitive „Ursäuger", sondern hochspezialisierte Überlebende aus der Vorzeit. Die von GREGORY (1947) vertretene Palimpsest-Theorie, wonach Monotremata und Marsupialia eine Groß-Einheit (Marsupionta) bilden, wird von molekularbiologischer Seite insofern gestützt als beide als Schwestergruppen gelten (KIRSCH & MAYER 1998) andererseits die Monotremata genetisch völlig von den Theria getrennt sind (MUSSER & ARCHER 1998).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Von den einst auf dem Gondwanakontinent weiter verbreiteten Prototheria (vgl. *Monotrematum* aus dem Paleozän Südamerikas) haben sich gegenwärtig lediglich das hochspezialisierte Schnabeltier und die Ameisenigel in der australischen Region (Australien, Neuguinea und Tasmanien) erhalten. Als älteste Angehörige der Monotremen gelten *Steropodon* und *Kollikodon* aus der Unter-Kreide Australiens (FLANNERY et al. 1995, MUSSER & ARCHER 1998).

Neuerdings werden die Monotremen, zusammen mit einigen Fossilformen aus der Kreidezeit der Südhemisphäre wie *Ambondro* von Madagaskar und *Ausktribosphenos* von Australien als Australosphenida den Boreosphenida (Marsupialia und Placentalia) der Nordhemisphäre gegenübergestellt unter der Annahme einer zweimaligen Entstehung tribosphenischer Molaren. Weiters dürfte der Fersensporn (mit Giftdrüse) der rezenten Monotremen nach HURUM, LUO & KIELAN-JAWOROWSKA (2006) ein altes Erbe mesozoischer Säugetiere sein.

Die Metatheria (Marsupialia oder Beuteltiere)

Beuteltiere waren einst viel weiter verbreitet als gegenwärtig, wo sie praktisch auf die Neotropis und die australische Region beschränkt sind. Ausnahmen: Beutelratten (*Didelphis virginiana*), seit etwa 1 Million Jahre in Nordamerika, einige Arten von Kuskus derzeit auf Inseln des östlichen Indonesien. Sie zeigen eine disjunkte Verbreitung. Der Ursprung der Beuteltiere ist nach der Fossildokumentation auf der Nordhemisphäre zu suchen. Sie sind vermutlich in Asien entstanden (z. B. *Sinodelphys szalayi* aus der Unter-Kreide [Barrème] von China als ältestes Beuteltier; LUO et al. 2003) und haben sich in der Ober-Kreide nach Nordamerika und in der frühen Tertiärzeit nach Südamerika ausgebreitet. Auf der Nordhemisphäre wurden sie anscheinend von den Placentaliern verdrängt, um Eurasien erst wieder im Eozän zu besiedeln. Sie haben dort mit *Amphiperatherium frequens* bis ins ältere Mittelmiozän (MN6-Zone) überlebt (ZIEGLER 1999).Von Südamerika haben sie sich im Alttertitär, entsprechend der paläogeographischen Situation (vgl. Plattentektonik und Kontinentdrift) über die Antarktis bis in die australische Region ausgebreitet (Abb. 4), was indirekt durch den Nachweis von Polydolopiden (*Antarctodolops* und *Eurydolops*) als Angehörige der Paucituberculata aus dem Eozän der Westantarktis bestätigt wird.

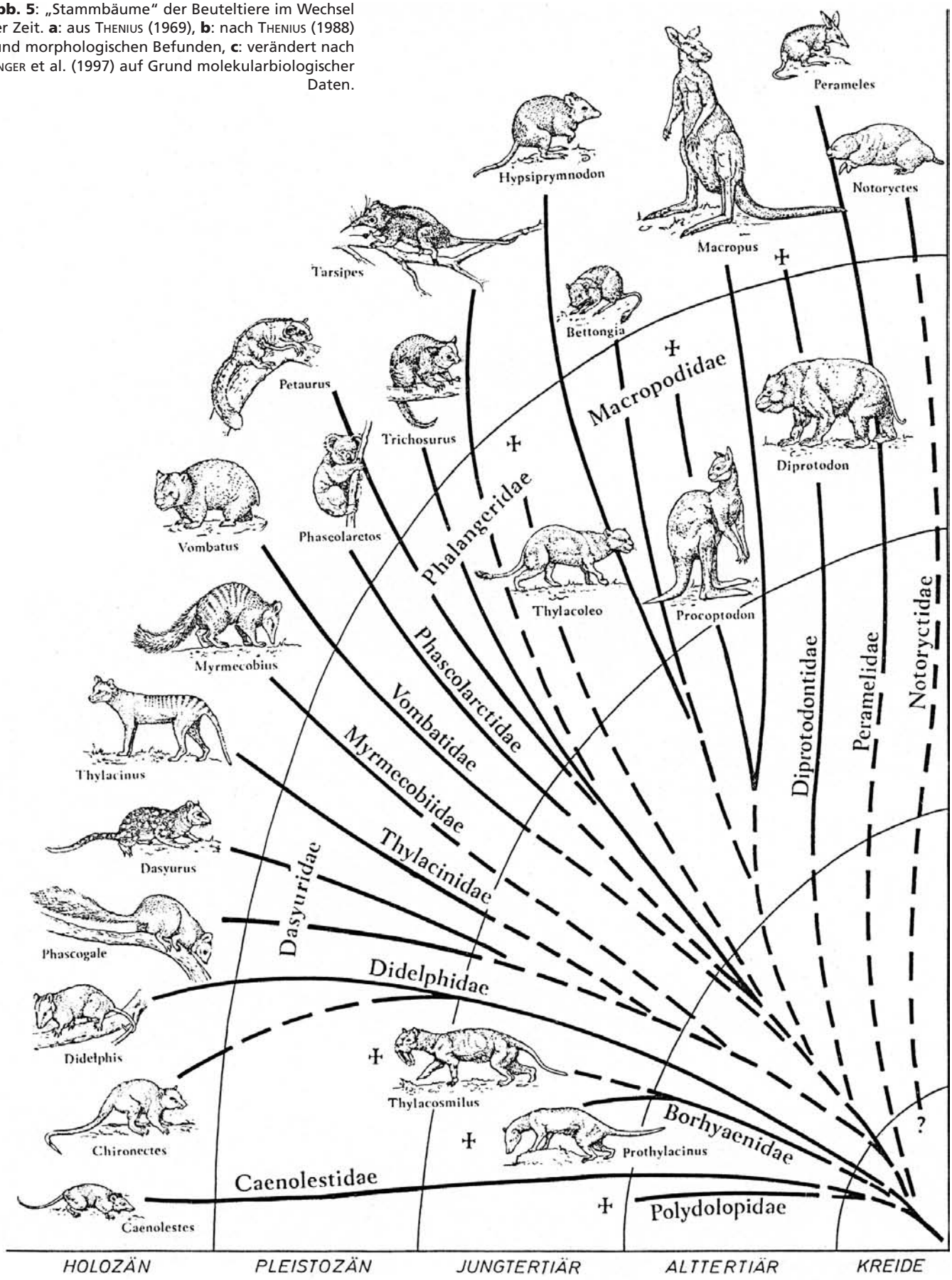
Die Beuteltiere haben durch einen eigenen Fortpflanzungsmodus einen bestimmten Säugetiertypus hervorgebracht, der in der Erdneuzeit (Känozoikum) in Südamerika und in Australien durch Radiationen gekennzeichnet ist und zu zahlreichen Konvergenzerscheinungen zu den Placentaliern geführt hat. Sie sind auf die jeweils lange Isolation der beiden Kontinente zurückzuführen. Zu den bekanntesten dieser Konvergenzen zählen Beutelwolf (+ *Thylacinus*), Beutelbär *(Koala)*, Beutelmarder (*Dasyurus*), Beutelratten (*Didelphis*), Flugbeutler (*Petaurus* etc.), Beutelmull (*Notoryctes*) und Beutellöwe (+ *Thylacoleo*). Zu den bemerkenswertesten Konvergenzen zählen jedoch die Säbelzahnbeutler (+ *Thylacosmilus*) in Südamerika zur jüngsten Tertiärzeit. Sie verschwanden mit dem Eindringen „echter" Raubtiere (Marder, Waschbären, Bären, Hunde und Katzen) im Pliozän. Diese Invasion führte zum Aussterben aller größeren Fleischfresser (mit über 50 kg Gewicht) in Südamerika.

Abb. 4: Die paläogeographische Situation der Südkontinente im Alt-Eozän vor ca. 55 Millionen Jahren und die vermutlichen Ausbreitungswege von Südamerika über die damals noch nicht vereiste Antarktis in die australische Region, verändert nach KEMP (2005).

Über die systematische Großgliederung wird diskutiert, ganz abgesehen davon, ob die Beuteltiere als Angehörige einer Ordnung oder etwa sieben derartiger Einheiten anzusehen sind. Der US-Paläontologe SZALAY (1982) unterscheidet nach morphologischen Merkmalen (Bau des Tarsalgelenkes) zwei Großgruppen, nämlich die **Ameridelphia** mit den neuweltlichen Caenolestiden, den Didelphiden und den nur fossil bekannten

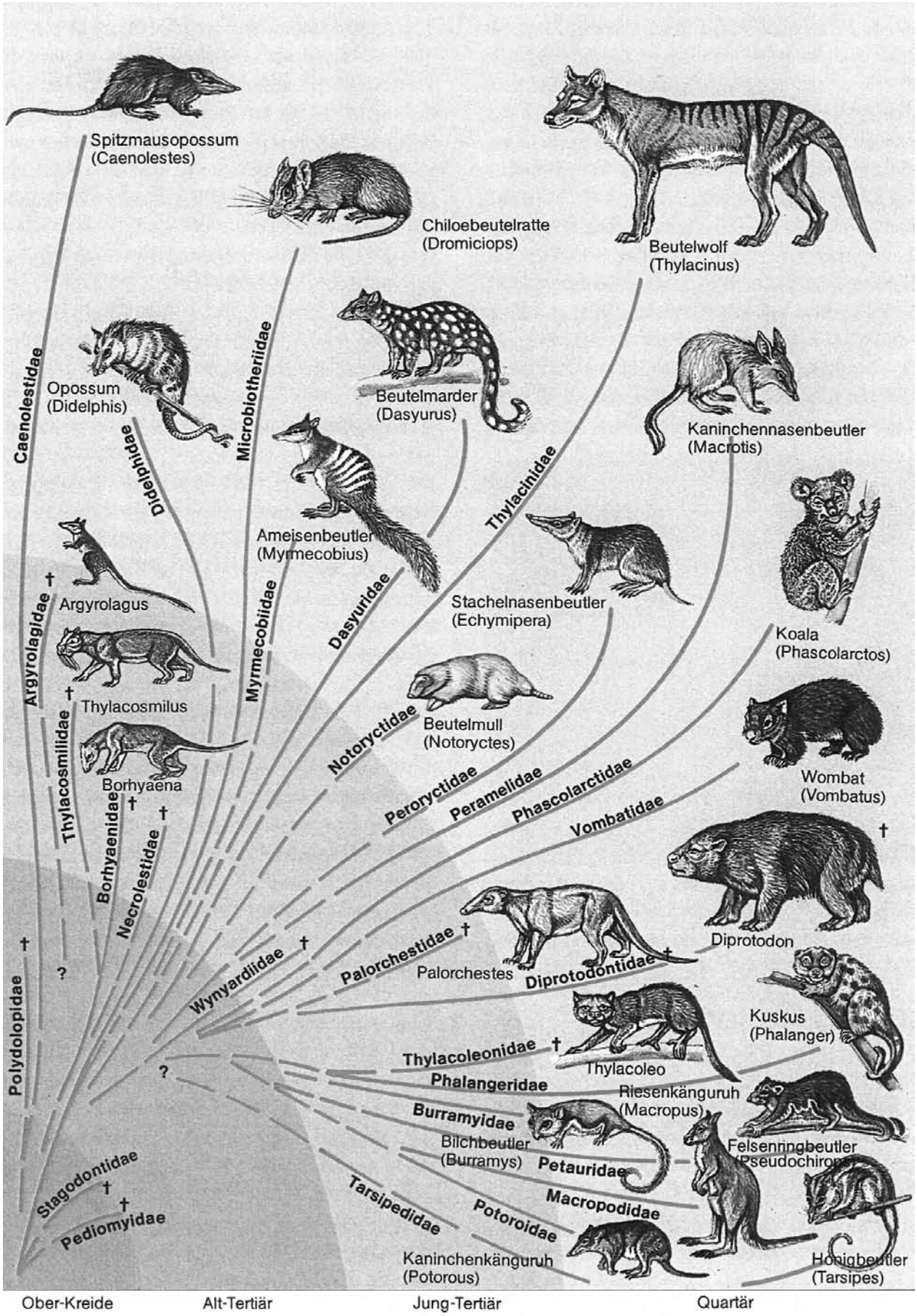
© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 5: „Stammbäume" der Beuteltiere im Wechsel der Zeit. **a**: aus THENIUS (1969), **b**: nach THENIUS (1988) und morphologischen Befunden, **c**: verändert nach SPRINGER et al. (1997) auf Grund molekularbiologischer Daten.



© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 5b



© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

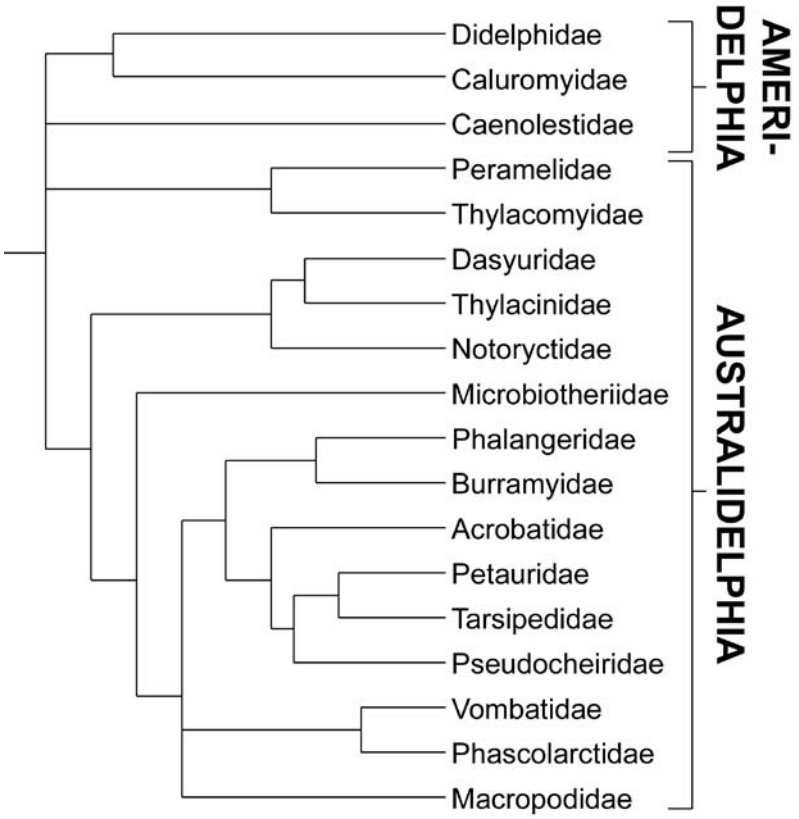


Abb. 5c

Borhyaenomorphen (= Sparassodonta) und die **Australidelphia** mit den südamerikanischen Microbiotheriiden und den Beutlern der australischen Region.

Für die Großgliederung der Beuteltiere hat seit altersher einerseits die Gebissmorphologie (Polyprotodontie bzw. Diprotodontie im Unterkiefergebiss), andererseits die Fußstruktur (Syndactylie der 2. und 3. Zehe) eine entscheidende Rolle gespielt. Wie molekularbiologische Daten bestätigt haben ist sowohl die Diprotodontie als auch die Syndactylie innerhalb der Beuteltiere mindestens zweimal unabhängig voneinander entstanden. Die Diprotodontie ist bei den australischen Diprotodontia und den neuweltlichen Paucituberculata unabhängig voneinander erworben worden (AMRINE-MADSEN et al. 2003). Die unabhängig voneinander erworbene Syndactylie der Diprotodontia (Känguruhs etc.) und der Peramelemorphia (Nasenbeutler) gilt als gesichert (SPRINGER et al. 1997). Interessant ist, dass die Anlage zu einer derartigen Syndactylie auch bei Beutelratten der Neotropis (z. B. *Caluromys*) zu beobachten ist, so dass bei Beuteltieren fast allgemein von einer Art Prädisposition bei diesem Merkmal gesprochen werden kann.

Molekularbiologische Befunde haben die Zugehörigkeit der südamerikanischen Chiloe-Beutelratte (*Dromiciops gliroides* = *„australis“*) als einzige rezente Angehörige der zur Tertiärzeit in Südamerika verbreiteten Microbiotheriiden zu den (australischen) Australidelphia bestätigt, indem *Dromiciops* als Schwestertaxon der Diprotodontia anzusehen ist. Die Microbiotheria sind nach SZALAY (1994) als Wurzelgruppe der australasiatischen Radiation anzusehen. *Dromiciops gliroides* gilt übrigens als **„lebendes Fossil“** (THENIUS 2000).

Den bereits erwähnten Peramelemorphia (Nasenbeutler) kommt insofern eine Sonderstellung zu, als sie als eine Art „outgroup“ den restlichen australischen Beutlern (einschl. *Dromiciops*) gegenübergestellt werden. Die durch einzelne Synapomorphien angenommene nähere Verwandtschaft zwischen Beutelbär (*Phascolarctos cinereus*) als Vertreter der Phascolarctidae und den Wombats (Gattungen *Vombatus* und *Lasiorhinus*) als Angehörige der Vombatidae (Plumpbeutler) erscheint durch molekularbiologische Daten gesichert (Schwestergruppenverhältnis; Abb. 5).

Abgesehen von einer Radiation der Beuteltiere zur jüngeren Kreidezeit in Nordamerika und vermutlich auch in Asien kam es im Alttertiär Südamerikas und Australiens zu weiteren Radiationen. In Südamerika entwickelten die Beutler mit den Didelphomorphia, den „Borhyaenoidea“, den Microbiotheria und den Paucituberculata eine Fülle von Arten und Gattungen, von denen die Microbiotheria mit *Dromiciops gliroides* gegenwärtig auf ein Reliktareal in den Anden beschränkt sind, während von den Paucituberculata heute auch nur einige wenige Arten als Angehörige von drei Gattungen (*Caenolestes*, *Lestoros* und *Rhyncholestes*) in Südamerika überlebt haben. Die ausgestorbenen „Borhyaenoidea“ haben zahlreiche carnivore Formen entwickelt (z. B. *Mayulestes*, *Prothylacinus*, *Cladosictis*, *Borhyaena*) und mit dem bereits erwähnten Säbelzahnbeutler *Thylacosmilus* ein Gegenstück zu den Säbelzahnkatzen unter den Feliformia innerhalb der Placentalia hervorgebracht.

Die Radiation in der australischen Region hat zu einer Formenfülle geführt, von der unter den Diprotodontia zwar zahlreiche Großformen wie etwa die Palorchestiden (z. B. *Palorchestes*), Diprotodontiden (z. B. *Diprotodon*) und Thylacoleoniden (z. B. *Thylacoleo*) im Jung-Pleistozän wieder ausgestorben sind, die übrigen jedoch auch gegenwärtig arten- und formenreich überlebt haben. Der ausgerottete australische Beutelwolf (*Thylacinus cynocephalus*) wurde verschiedentlich als Verwandter der südamerikanischen Borhyaeniden angesehen, ist jedoch ein Angehöriger der Dasyuromorphia, zu denen auch der Ameisenbeutler (*Myrmecobius fasciatus*) zu zählen ist.

Die größte Artenfülle haben die Diprotodontia mit den Kletterbeutlern, Flugbeutlern, Bilchbeutlern, Honigbeutlern, Koalas, Wombats und den Känguruhverwandten auch gegenwärtig erreicht. Unter letzteren zählt das Moschusrattenkänguruh (*Hypsiprymnodon moschatus*) in den Regenwäldern von Nordostqueensland

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

zu einer Überlebenden aus dem Miozän Australiens. Es kann als „lebendes Fossil" bezeichnet werden.

Die Eutheria (Placentalia oder Placentatiere)

Zur Großgliederung der Eutheria hat die Molekularbiologie in den letzten Jahren wesentliche neue Erkenntnisse geliefert, welche einerseits althergebrachte Vorstellungen ins Wanken gebracht, andererseits einige davon bestätigt haben. So haben sich die von etlichen Autoren, wie WEBER (1904) (vgl. THENIUS 1969) auf Grund morphologisch-anatomischer Merkmale und serologischer Befunde angenommenen verwandtschaftlichen Beziehungen von Walen (Cetacea) zu (primitiven) Paarhufern (Artiodactyla) über gemeinsame Wurzeln bestätigt (Cetartiodactyla), auch wenn nähere Verwandtschaftsverhältnisse zwischen Flusspferden (Hippopotamidae) und Cetaceen nicht anzunehmen sind. Die Flusspferde sind erdgeschichtlich junge Abkömmlinge von primitiven Suoidea (Tayassuidae) und sind nicht von Anthracotheriiden abzuleiten. Auch die näheren verwandtschaftlichen Beziehungen der Schliefer (Hyracoidea) zu den Tethytheria (Proboscidea und Sirenia + Desmostylia) wurden durch die Molekularbiologie gefestigt und damit durch die in jüngster Zeit wieder vertretene Zugehörigkeit der Schliefer zu den Unpaarhufern (Perissodactyla), wie sie M.S. FISCHER (1986) vertritt, nicht bestätigt. Im Prinzip wurde jedoch die alte Gruppierung der „Subungulaten" (= Paenungulata SIMPSON 1945: Hyracoidea, Sirenia und Proboscidea als sog. Fasthuftiere) durch den Nachweis ihrer Monophylie auf Grund der mitochondrialen (12S)r RNA bekräftigt (vgl. LAVERGNE et al. 1996, NOVACEK, WYSS & MCKENNA 1988, SPRINGER et al. 1999). Durch das Konzept der auf Gondwana entstandenen Gruppe der Afrotheria konnte nicht nur die bisher ungeklärte taxonomische Stellung der Erdferkel (Tubulidentata) und der Rüsselspringer (Macroscelidea) geklärt werden, sondern auch jene der Zalambdodonta (s. str.) in Form der Afrosoricida (Tenrecidae und Chrysochloridae).

Nach molekularbiologischen Daten sind innerhalb der rezenten Placentalia vier Hauptgruppen zu unterscheiden (Abb. 6) (MURPHY et al. 2001, SCALLY et al. 2002):

1. **Xenarthra** (Gürteltiere, Faultiere und Ameisenfresser)
2. **Afrotheria** (Proboscidea, Sirenia, Hyracoidea, Tubulidentata, Macroscelidea und Afrosoricida)
3. **Laurasiatheria** (Eulipotyphla, Chiroptera, Carnivora, Pholidota, Cetartiodactyla und Perissodactyla)
4. **Euarchonta** (Dermoptera, Primates und Scandentia) und **Glires** (Lagomorpha und Rodentia).

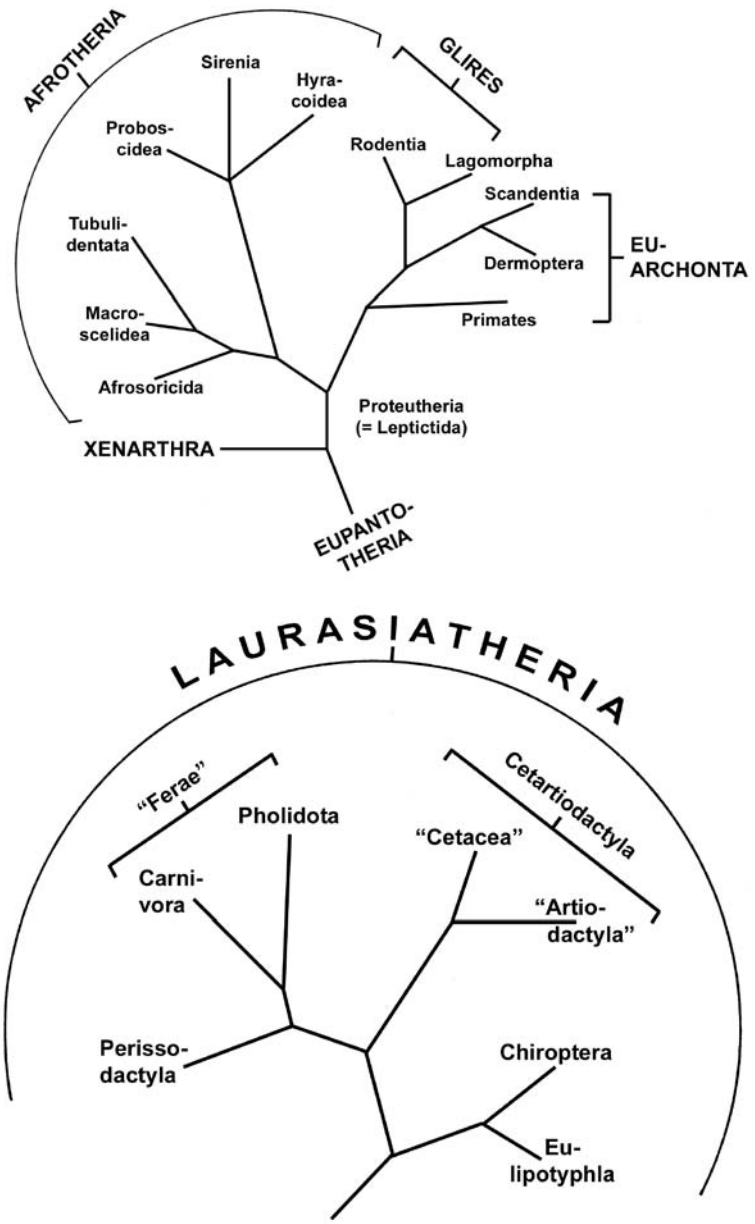


Abb. 6: Kladogramme zur Großgliederung der Placentalia nach molekularbiologischen Daten, verändert nach SCALLY et al. (2002).

Die beiden letztgenannten Großgruppen werden als monophyletische Einheit Boreoeutheria zusammengefaßt. Diese und die Afrotheria werden nach MCKENNA (1975) als Epitheria den Xenarthra gegenübergestellt. Unstimmigkeiten gibt es noch hinsichtlich des Zeitpunktes der Abspaltung der Afrotheria bzw. der Xenarthra. Während nach MURPHY et al. (2001) sich die Afrotheria **vor** den Xenarthra getrennt haben, ist die Trennung der Xenarthra nach LIU et al. (2001) bzw. SCALLY et al. (2002) bereits vor jener der Afrotheria erfolgt, was auch nach morphologisch-anatomischen Befunden und der einstigen paläogeographischen Situation eher zutreffen dürfte.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Über die Zugehörigkeit von rezenten Säugetieren zu den **Xenarthra** (= Fremdgelenker oder Nebengelenktiere) besteht durch die zusätzlichen Wirbelgelenke praktisch kein Zweifel. Diese anatomische Besonderheit kennzeichnet sie – zusammen mit anderen morphologischen Eigenschaften – als monophyletische Verwandtschaftsgruppe, was angesichts des äußeren Erscheinungsbildes keineswegs selbstverständlich erscheint, jedoch auch durch molekularbiologische Daten gestützt wird. Der berühmte Zoologe Georges CUVIER fasste sie mit den Schuppentieren (Pholidota), dem Schnabeltier und den Ameisenigeln (Monotremata) als Edentata (Zahnlose bzw. Zahnarme) zusammen, obwohl innerhalb der Xenarthra nur die Ameisenfresser tatsächlich zahnlos sind.

Für etliche Fossilformen ist allerdings die Zugehörigkeit zu den Xenarthren nicht sicher. So ist heute die Zuordnung von *Eurotamandua* aus dem Eozän von Messel (BRD), dessen Deutung als Ameisenfresser durch STORCH (1981) für große Aufregung unter den Biogeographen sorgte, keineswegs gesichert. *Eurotamandua* ist entweder ein Angehöriger der Pholidota (MCKENNA & BELL 1997) oder der Palaeanodonta als deren Schwestergruppe (ROSE 1997). Fehlt doch dieser Form die xenarthrale Wirbelgelenkung. Damit wäre der Nachweis von Xenarthren im Eozän Europas noch zu erbringen.

Die Gürteltiere (Cingulata) und die Faultiere (Pilosa bzw. Phyllophaga) waren einst viel arten- und formenreicher in der Neuen Welt verbreitet als gegenwärtig. So kennt man derzeit jeweils etwa hundert ausgestorbene Gattungen von Gürteltieren und (Boden-) Faultieren. Riesenformen, wie sie als Riesengürteltiere (z. B. *Glyptodon*, *Doedicurus*) oder als Riesenfaultiere (z. B. *Mylodon*, *Megatherium*) bekannt wurden, waren noch zur ausgehenden Tertiärzeit und zur Eiszeit in Südamerika verbreitet. Sie verschwinden ähnlich den großen Raubbeutlern nach der Entstehung der Panamabrücke, die eine „Invasion" von placentalen Säugetieren aus Nordamerika ermöglichte. Zugleich machte diese Landbrücke auch eine Auswanderung nach Norden möglich, sodass Großformen unter den Faultieren (*Glossotherium*, *Paramylodon*) und den Gürteltieren (*Glyptotherium*, *Pampatherium*) noch im Jung-Pleistozän Nordamerikas existierten. Bemerkenswert ist, dass die heutigen Baumfaultiere (*Choloepus* und *Bradypus*) unabhängig voneinander aus zwei Gruppen hervorgegangen sind.

Nun zu den **Afrotheria**: als wichtigste Angehörige gelten die Proboscidea, Sirenen und die Schliefer. Sie sind zwar gegenwärtig mit nur wenigen Arten und Gattungen vertreten, waren jedoch – wie zahlreiche Fossilfunde belegen – in der Vorzeit arten- und formenreich und wesentlich weiter verbreitet als gegenwärtig.

Die Proboscidea (Rüsseltiere) sind heute mit den Elefanten nur durch drei Arten, die zwei Gattungen angehören (*Elephas* und *Loxodonta*) in der Paläotropis heimisch. Im Alttertiär auf den afrikanischen Kontinent beschränkt, waren sie im Jungtertiär mit den Mastodonten (z. B. *Gomphotherium*, *Anancus*, *Platybelodon*, *Rhynchotherium*) in ganz Eurasien und Nordamerika heimisch. Im jüngsten Känozoikum haben sie mit *Haplomastodon*, *Notiomastodon* und *Cuvieronius* auch Südamerika erreicht. Die Dinotherien sind mit *Dinotherium* hingegen über die Alte Welt nicht hinausgekommen. Die australische Region haben die Proboscidea nie besiedelt. Interessant ist, dass Elefanten während der Eiszeit Zwergformen auf Inseln (z. B. Mittelmeer, Celebes und die Santa Rosa-Insel vor Kalifornien) entwickelt haben.

Mit *Phosphatherium* aus dem Jung-Paleozän von Marokko ist der älteste Vertreter der Proboscidea nachgewiesen (GHEERBRANT et al. 1998). Mit *Numidotherium* und *Moeritherium* aus dem Eozän Algeriens bzw. Ägyptens sind weitere Angehörige der Rüsseltiere bekannt.

Mit der Gattung *Arsinoitherium* und verwandten Formen sind Vertreter der ausgestorbenen Embrithopoden aus dem Alttertiär Afrikas, SO-Europas und Vorderasien genannt, die meist als Schwestergruppe der Proboscidea bzw. Tethytheria gelten (vgl. FISCHER & TASSY 1993, KEMP 2005).

Die Sirenia (Seekühe) sind gegenwärtig als (Sub-) Tropenbewohner gleichfalls nur mit zwei Gattungen (*Trichechus* und *Dugong*) vertreten. *Hydrodamalis* (= „*Rhytina*") *gigas*, die Stellersche Seekuh oder das Borkentier der Bering-See ist als einstige Kaltwasserform in historischer Zeit, 1768, nur 27 Jahre nach ihrer Entdekkung, ausgerottet worden. Bereits 1816 erkannte H.M. Ducrotay de BLAINVILLE die nähere Verwandtschaft mit den Rüsseltieren, die MCKENNA (1975) mit dem Begriff Tethytheria zum Ausdruck brachte. Die ältesten Seekühe stammen – wenn man von *Khamsaconus* aus dem Paleozän von Marokko absieht – aus dem Eozän Ägyptens und Jamaikas (*Eotheroides*, *Eotherium* und *Prorastomus*). *Pezosiren* aus dem Mitteleozän Jamaikas zeigt, dass es sich um eine quadrupede Sirene mit verlängertem Rumpf handelt, deren Gliedmaßen noch eine Fortbewegung an Land ermöglichten (DOMNING 2001).

Innerhalb der Sirenen werden zwei Gruppen unterschieden. Die Dugongs oder Gabelschwanzsirenen mit dem Dugong und den jungtertiären Metaxytherien (z. B. *Metaxytherium*), aus denen sich *Hydrodamalis gigas* entwickelte, und die Rundschwanzsirenen oder Manatis.

Die Schliefer (Hyracoidea) sind in der Jetztzeit gleichfalls nur durch wenige Arten vertreten, die drei nah verwandten Gattungen (*Procavia*, *Heterohyrax* und *Dendrohyrax*) zugeordnet werden. Sämtliche Arten sind

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Kleinformen und wurden früher als Kaninchen angesehen. Gegenwärtig auf Afrika und Vorderasien beschränkt, belegen Fossilfunde nicht nur ihre einst weite Verbreitung, die im Jungtertiär große Teile Europas und Asiens betraf, sondern auch die einstige Artenfülle mit richtigen Großformen (z. B. *Pliohyrax*, *Postschizotherium*). Im Alttertiär Afrikas stellten die Hyracoidea in Ermangelung „echter" Huftiere neben den Proboscidea die dominanten mittelgroßen Pflanzenfresser (z. B. *Bunohyrax*, *Saghatherium*, *Geniohyus*, *Megalohyrax*, *Titanohyrax*), die verschiedene Lebensräume bewohnten. Mit *Antilohyrax* ist bereits im Jung-Eozän Afrikas ein antilopenhafter „browser" (Blattfresser) mit selenodonten Backenzähnen und einem *Cynocephalus*-ähnlichen Vordergebiß im Unterkiefer nachgewiesen worden (RASMUSSEN & SIMONS 2000). Aus dem Jungtertiär Afrikas ist mit „*Megalohyrax*" *championi* ein Schliefer mit dreizehigen Laufgliedmaßen bekannt geworden ähnlich *Merychippus* unter den Pferdeartigen in Nordamerika bzw. *Diadiaphorus* als Angehöriger der (ausgestorbenen) Litopterna in Südamerika.

Derartige Formen und die Lebensweise der heutigen Schliefer lassen vermuten, dass letztere zu sekundären Kleinformen und praktisch zu Sohlengängern wurden, die als ökologische Nischenformen (Klipp-, Busch- bzw. Steppen- und Baumschliefer) verschiedene Lebensräume besiedeln.

Auf die verwandtschaftlichen Beziehungen der Hyracoidea wurde bereits oben verwiesen. Die nächsten lebenden Verwandten sind die Rüsseltiere und Seekühe, unter den fossilen Formen sind es wohl die Urhuftiere („Condylarthra"), nicht jedoch die Unpaarhufer (Perissodactyla).

Lange Zeit wurde das Erdferkel (*Orycteropus afer*) als einziger lebender Vertreter der Tubulidentata (Röhrenzähner) gleichfalls als Abkömmling von Urhuftieren angesehen. Anatomische Befunde haben jedoch gezeigt, dass keine verwandtschaftlichen Beziehungen zu Urhuftieren und zu „modernen" Huftieren bestehen, sondern eher zu altertümlichen Säugetieren (THEWISSEN 1985), was durch molekularbiologische Daten und damit auch die Zugehörigkeit zu den Afrotheria bestätigt wird (ASHER et al. 2003). Die ältesten, den Tubulidentaten zuzuordnende Fossilfunde sind aus dem Oligozän Afrikas bekannt. Sämtliche bisherigen – auch aus Europa und Asien bekannten – Fossilformen lassen sich als Angehörige der Orycteropodidae klassifizieren.

Das Erdferkel ist von seiner äußeren Gestalt mit keinem anderen Säugetier zu verwechseln. Die röhrenförmige Schnauze, die großen Ohren und die mit kräftigen Grabklauen versehenen Vorderfüße sind äußerlich kennzeichnend. Dies und die lange wurmförmige Zunge sowie die stark entwickelten Speicheldrüsen stehen mit der Ernährung in Zusammenhang. Die Verbreitung des Erdferkels entspricht meist jener von Riesentermiten (*Macrotermes*). Die wenigen wurzel- und schmelzlosen Backenzähne bestehen aus zahllosen prismatischen Dentinröhrchen, die von einer Zementschicht zusammengehalten werden. Dies ist einmalig unter den Säugetieren, was die Vermutung nicht ganz von der Hand weisen läßt, dass das Gebiß nach einer völligen Reduktion erst sekundär wieder gebildet wurden. Neben Termiten und anderen Insekten bildet nämlich eine Kürbisart (*Cucumis humifructus* = „aardvark-cucumber" in Südafrika) einen wesentlichen Nahrungsbestandteil.

Mit dem Erdferkel wurde bereits ein Angehöriger der Afrotheria genannt, der auf eine Abstammung von frühen Placentaliern hinweist. Mit den Rüsselspringern (Macroscelidea) ist eine Gruppe von kleinen Säugetieren erwähnt, deren verwandtschaftliche Beziehungen lange Zeit sehr umstritten waren. Zunächst als Insektenfresser, zusammen mit den Spitzhörnchen als Angehörige der Menotyphla klassifiziert, wurden sie dann meist als Verwandte von Huftieren angesehen. Gegenwärtig werden sie als Vertreter einer eigenen Ordnung, nämlich der Macroscelidea, angesehen. Erst dank molekularbiologischer Methoden ließen sich ihre tatsächlichen verwandtschaftlichen Beziehungen klären. Diese besagen, dass die Macroscelidea als Angehörige einer alten Radiation afrikanischer placentaler Säugetiere anzusehen und damit den Afrotheria zuzuordnen sind.

Rüsselspringer sind heute mit einigen wenigen Gattungen (z. B. *Rhynchocyon*, *Macroscelides*, *Elephantulus*) als Angehörige einer einzigen Familie in weiten Teilen Afrikas verbreitet. Die ältesten Fossilfunde (*Chambius*) stammen aus dem Mittel-Eozän von Tunesien. Rüsselspringer sind – ähnlich wie die Schliefer – aus dem Jungtertiär artenreich nachgewiesen und entwickelten mit den Myohyraciden im Miozän Afrikas richtige Pflanzenfresser (z. B. *Myohyrax*, *Mylomygale*), die ursprünglich als Angehörige der Hyracoidea klassifiziert wurden. Andere fossile Macroscelidea (*Palaeothentoides*) wurden zunächst als Beuteltiere beschrieben.

Als letzte Gruppe innerhalb der rezenten Afrotheria sind die Afrosoricida (STANHOPE et al. 1998) zu nennen, wie man heute die Borstenigel oder Tenreks (Tenrecidae) und die Goldmulle (Chrysochloridae) zu bezeichnen pflegt. Beide sind ursprünglich als Angehörige der Insektenfresser (Insectivora) klassifiziert worden, jedoch wegen verschiedener, z.T. primitiver Merkmale, wie etwa eine Kloake (gemeinsame Öffnung für den Urogenital- und den Analtrakt), niedrige, variable Körpertemperatur sowie den eigentümlichen Zahnbau (sog. Zalambdodontie [v-förmiges Molarenmuster] gegenüber der Dilambdodontie [w-förmiges Muster] bei den übri-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

gen Insektenfressern). Aus diesem Grund wurden sie verschiedentlich als Zalambdodonta von den übrigen Insektenfressern getrennt, meist jedoch unter Einschluß von *Solenodon* (Schlitzrüßler), einen soricomorphen Vertreter der Lipotyphla mit sekundär vereinfachten v-förmigen Zahnmuster (vgl. THENIUS 1969).

Die Tenreciden (i.e.S.) sind auf Madagaskar beschränkt, wo eine Radiation in völliger Isolation zur heutigen Formenfülle mit igel-, spitzmaus, maulwurfs- und otterähnlichen Formen mit über 20 Arten bei 8 Gattungen (z. B. *Tenrec*, *Setifer*, *Limnogale*, *Hemicentetes*, *Geogale*) führte. Die manchmal als Angehörige einer eigenen Familie (Potamogalidae) abgetrennten Otterspitzmäuse West- und Ostafrikas (*Potamogale* und *Micropotamogale*) sind wie *Limnogale* otterartig spezialisiert. Als *Parageogale* ist lediglich ein zalambdodonter Molar aus dem Miozän Ostafrikas beschrieben worden.

Die Goldmulle (Chrysochloridae), die in Afrika südlich der Sahara heimisch sind, entsprechen nach ihrer subterranen Lebensweise den Maulwürfen bzw. Blindmäusen (*Spalax*) der nördlichen Hemisphäre. Die Arten- und Gattungszahl gleicht etwa jener der Tenreks, ohne dass es zu einer ökologischen Differenzierung wie bei diesen gekommen ist. Die wichtigsten Gattungen sind *Chrysochloris*, *Chrysospalax*, *Amblysomus* und *Eremitalpa*. Die bisherigen ältesten Fossilformen (*Prochrysochloris*) stammen aus dem Alt-Miozän Ostafrikas und gehören zur Familie Chrysochloridae. Sie geben keine Hinweise auf die stammesgeschichtliche Herkunft der Goldmulle.

Damit wollen wir uns den **Euarchonta** und den Glires zuwenden. Der Begriff Archonta geht auf den US-Paläontologen GREGORY (1910) zurück, den dieser für die Ordnungen Menotyphla, Dermoptera, Chiroptera und Primates geprägt hat und der letztlich auf den von LINNÉ (1758) eingeführten Begriff Primates (für Affen, Riesengleiter und Fledertiere) – wenn auch in etwas erweiterter Form – beruht.

Als Euarchonta (i.S. der Molekularbiologen) werden nur die Scandentia, Primates und Dermoptera zusammengefasst, nicht jedoch die Chiroptera. Über die nähere Verwandtschaft zwischen Dermoptera, Primates und Scandentia herrscht Übereinstimmung zwischen Morphologen und Molekularbiologen, auch wenn die Stellung der Scandentia (Spitzhörnchen oder „tree shrews") lange Zeit umstritten war. Die äußerlich an Eichhörnchen (Nagetiere) erinnernden Spitzhörnchen wurden ursprünglich als Insektenfresser (Menotyphla), später als Subprimaten und damit als Angehörige der Primaten klassifiziert, bis sie letztlich als Angehörige einer eigenen Ordnung Scandentia eingestuft wurden. Damit ist zugleich ausgedrückt, dass sie keine näheren Verwandten der Rüsselspringer sind. Die wenigen rezenten Arten werden sechs Gattungen (z. B. *Tupaia*, *Dendrogale*, *Ptilocercus*) zugeordnet. Sie sind vorwiegend Bewohner tropischer Regenwälder von Indien, Südchina bis zu den Philippinen und Indonesien. Fossilfunde sind seit dem Eozän (*Eodendrogale*) Asiens bekannt. Die Gattung *Tupaia* (= „*Palaeotupaia*") ist seit dem Miozän nachgewiesen.

Damit wollen wir uns den Primaten (Halbaffen, Affen und Mensch) zuwenden. Sie zählen zusammen mit den Scandentia und Dermoptera zu einer frühen Radiation der placentalen Säugetiere, deren Beginn in das ausgehende Erdmittelalter zurückreicht. Als älteste Form wurde ursprünglich *Purgatorius* aus der Ober-Kreide Nordamerikas genannt. Nach neueren Erkenntnissen stammen die Reste von *Purgatorius* aus der frühesten Erdneuzeit (Alt-Paleozän) und sind überdies einer ausgestorbenen Gruppe von Säugetieren (Plesiadapiformes) zuzuordnen, die heute von den Primaten getrennt wird, aber zweifellos Angehörige basaler Euarchonta sind. Die Plesiadapiden werden als Schwestergruppe der übrigen Primaten (Euprimates) angesehen.

Die rezenten Primaten werden im normalen Sprachgebrauch nach der Organisationshöhe in Halbaffen und Affen gegliedert, was jedoch nicht den tatsächlichen verwandtschaftlichen Beziehungen entspricht, da die als Halbaffen bezeichneten Koboldmakis (Gattung *Tarsius*) Südostasiens als Tarsiiformes nicht den eigentlichen Halbaffen (Strepsirhini mit den Lemuren, Galagos und Loris), sondern als Angehörige der Haplorhini (Tarsier und Affen) den Affen näher stehen. Die Trennung von Strepsirhini und Haplorhini erfolgte nach PURVIS (1995) im Paleozän, jene der Tarsier und Affen (Anthropoidea) im Alt-Eozän.

Unter den Strepsirhini sind die Lemuriformes Madagaskars und die Lorisiformes der Palaeotropis zu unterscheiden. Erstere haben in der Isolation Madagaskars durch eine Radiation eine Arten- und Formenfülle hervorgebracht, die zu richtigen Großformen (z. B. *Megaladapis*) führte. Problematisch bleibt allerdings der Zeitpunkt der Besiedelung Madagaskars durch die Lemuren. Verwandte Primaten waren mit den Adapiformes im Alttertiär auf der Nordhemisphäre verbreitet. Alter und Stellung von *Bugtilemur* aus dem Oligozän Pakistans als angebliche Schwestergattung von *Cheirogaleus* bleibt umstritten. Galagos und Loris waren – entsprechend des Nachweises von *Karanisia* und *Saharogale* – bereits im Jung-Eozän getrennt (SEIFFERT et al. 2003).

Während das madagassische Fingertier oder Aye-Aye (*Daubentonia madagascariensis*), das ursprünglich als Nagetier klassifiziert wurde, nach morphologischen Kriterien den übrigen Lemuren gegenübergestellt werden müsste, bildet es nach molekularbiologischen Daten die Schwestergruppe der Indriiden (*Avahi*, *Propithecus* und *Indri*).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Unter den Haplorhini sind innerhalb der Affen (Anthropoidea) zwei Gruppen (Platyrrhini und Catarrhini) zu unterscheiden. Erstere sind auf die Neotropis, letztere auf die Alte Welt (Eurasien und Afrika) beschränkt. Das Problem lautet: Woher kommen die Neuweltaffen (mit den Krallenäffchen und den Kapuzinerartigen)? Stammen sie von alttertiären nordamerikanischen Primaten ab oder sind sie von altweltlichen abzuleiten? Auf Grund morphologischer Kriterien bilden Alt- und Neuweltaffen Schwestergruppen. Die ältesten Platyrrhini oder Breitnasenaffen sind mit *Branisella* aus dem Jung-Oligozän Südamerikas bekannt. Diese Gattung zeigt im Gebiß Ähnlichkeiten mit *Proteopithecus* aus dem Alttertiär Afrikas.

Angehörige der Catarrhini sind hingegen bereits aus dem Eozän Asiens und Afrika nachgewiesen, sodaß über Ursprung und Herkunft der Anthropoidea (Alt- und Neuweltaffen) diskutiert wird. Das Fehlen von fossilen Platyrrhinen in Afrika und das Vorkommen „echter" Catarrhinen im Alt-Oligozän Afrikas spricht für eine Aufspaltung von Breit- und Schmalnasenaffen bereits im Eozän. Damit ist die Möglichkeit einer Immigration der Vorfahren der Platyrrhinen (per Drift auf Bauminseln für Kleintiere) direkt aus Afrika nicht auszuschließen, da damals der Südatlantik wesentlich schmäler war. Das gleiche Problem liegt bei der Herkunft der südamerikanischen Caviomorphen als Nagetiere vor (s.u.).

Bei den Breitnasenaffen erfolgte im Miozän eine Radiation der Kapuzineraffen (Cebidae), die u.a. zur Entstehung der Brüllaffen (*Alouatta)* und der höchstspezialisierten Greifschwanzaffen mit Klammer- (*Ateles*) und Spinnenaffen (*Brachyteles*) führte. Als ältester Cebide gilt *Chilicebus* aus dem Alt-Miozän Chiles. Die Krallenäffchen (Callithrichidae) mit *Callithrix*, *Saguinus*, *Leontopithecus*, *Callimico* und anderen Gattungen haben sekundär Krallen anstelle von Plattnägeln entwickelt, weshalb sie in gewisser Hinsicht die Rolle der in der Tertiärzeit in Südamerika fehlende Hörnchen einnehmen.

Unter den Schmalnasenaffen (Catarrhini) kommen im jüngeren Alttertiär zunächst Vertreter von basalen Hominoidea (z. B. *Aegyptopithecus*, *Propliopithecus*) vor. Auch im Miozän Afrikas herrschen zunächst Angehörige der Hominoidea (z. B. *Proconsul*, *Limnopithecus*, *Dryopithecus*) vor, während Vertreter der Cercopithecoidea sehr selten sind (*Victoriapithecus*, *Prohylobates*). Die heutige Artenfülle der Cercopithecidae entstand erst ab dem jüngeren Miozän mit den Meerkatzen (*Cercopithecus*), Mangaben (*Cerocebus*), Makaken (*Macaca*) und Pavianen (*Papio* und *Theropithecus*) vor allem in Afrika, jene der Schlankaffen (Colobidae) mit den Languren (*Presbytis*), Kleider- (*Pygathrix*) und Nasenaffen (*Nasalis*) in Asien sowie den Stummelaffen (*Colobus*) in Afrika. Mit der Zunahme der Hundsaffen und der Gibbons (*Hylobates*) wurden die Menschenaffen (*Pongo*, *Gorilla*, *Pan*) seltener.

Die Dermoptera (Riesengleiter) sind gegenwärtig mit nur zwei Arten der Gattung *Cynocephalus* auf die tropischen Regenwälder Südostasiens (einschließlich der Philippinen) beschränkt. Eine hauptsächlich zwischen den Gliedmaßen ausgespannte Flughaut ermöglicht den pflanzenfressenden Tieren einen Gleitflug in den Wäldern. Fossilfunde aus dem älteren Alttertiär Nordamerikas (z. B. *Plagiomene*, *Planetetherium*) zeigen, dass bereits damals Verwandte der heutigen Riesengleiter in Waldgebieten existierten. Die Riesengleiter sind daher als alte Placentaliagruppe ausgewiesen.

Nun aber zu den Vertretern der **Glires** (Lagomorpha und Rodentia). Unter diesen Namen hat LINNÉ (1758) die Nagetiere und die Hasenartigen zusammengefasst. Das „Glires"-Konzept ist wie kein anderes Problem innerhalb der Eutheria so intensiv und kontrovers diskutiert worden. Den beträchtlichen Unterschieden zwischen beiden Untergruppen wurde seinerzeit durch die Bezeichnungen Duplicidentata (Hasenartige) und Simplicidentata (Nagetiere) Rechnung getragen. Aber erst mit der Aufwertung der Hasenartigen als eigene Ordnung Lagomorpha durch GIDLEY (1912) sollte ihre Eigenständigkeit betont werden. Denn nach einzelnen morphologisch-anatomischen Merkmalen (z. B. Rhinarium, Nasopalatinal Ductus) sind die Lagomorpha und die Rodentia zwar näher miteinander verwandt, doch ist nicht auszuschließen, dass dies mit den gliriformen, also wurzellosen Incisiven funktionell zusammenhängt. Manche molekularbiologische Daten sprechen für ein Schwestergruppenverhältnis (LIU et al. 2001, SCALLY et al. 2002), manche dagegen (CZELUSNIAK et al. 1990, LIU et al. 1999).

Für die Lagomorphen sind im Gegensatz zu den Rodentia (= Simplicidentata) **zwei** Paar Schneidezähne im Praemaxillare als Schlüsselmerkmal charakteristisch, daher auch der Name Duplicidentata. Nach den Fossilfunden sind Lagomorpha und Rodentia sehr alte Gruppen, die einerseits mit *Mimotona* und *Gomphos*, andererseits mit *Sinomylus* und *Tribosphenomys* bereits im jüngeren Paleozän in Asien deutlich getrennt waren (LI & TING 1993, MENG et al. 1994, MCKENNA & MENG 2001, ASHER et al. 2005). Dies wird nicht nur durch die Ausbildung des Gebisses, sondern auch durch postcraniale Elemente bestätigt. Die Ausbildung gliriformer Schneidezähne ist übrigens auch bei anderen Säugetieren unabhängig voneinander entstanden (z. B. *Daubentonia*, *Sinclairella*, *Vombatus*, *Catopsalis*, *Taeniolabis*).

Mit *Paramys* und verwandten Gattungen aus dem Jung-Paleozän-Eozän sind bereits Vertreter der Protrogomorpha und damit der Sciuromorpha (i.w.S.) aus

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Nordamerika und Europa nachgewiesen. In Asien sind mit *Cocomys* aus dem Alt-Eozän Chinas Nagetiere bekannt geworden, die neben Beziehungen zu Sciuromorphen auch solche zu den heute afrikanischen Ctenodactyloidea und damit letztlich auch zu den Hystricomorphen erkennen lassen. Mit dieser Nagetiergruppe ist das Problem der Herkunft der Hystricognathi (= Caviomorpha) in Südamerika verknüpft. Die ältesten Angehörigen der Caviomorpha sind aus dem ältesten Oligozän (Tinguirirican) Südamerikas bekannt geworden (WYSS et al. 1993), ähnlich den platyrrhinen Primaten (s.o.). Bei den Caviomorphen sind die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen alt- und neuweltlichen Hytricomorphen nach anatomischen Befunden eindeutig, wie GORGAS (1967) gezeigt hat. Allerdings ist die Frage, ob allein eine einmalige Immigration (durch Baumflöße über den Südatlantik) im Eozän erfolgte, nicht geklärt. Die Caviomorphen erlebten jedenfalls im Tertiär eine Radiation, die zu richtigen Riesenformen (z. B. *Eumegamys*, *Phoberomys*) führte, eine Gruppe, von der bis heute nur das Pakarana (*Dinomys branickii*) überlebte. Eine weitere Großgruppe unter den Nagetieren bildet die Myomorpha mit den Mäuseartigen, die gegenwärtig am artenreichsten vertreten sind.

Nach diesen wenigen Bemerkungen über die Lagomorpha und Rodentia wollen wir uns der letzten Großgruppe unter den Placentalia, den **Laurasiatheria**, zuwenden. Wie bereits oben erwähnt, werden unter diesem Begriff von den Molekularbiologen die Eulipotyphla, Chiroptera, Pholidota, Carnivora, Cetartiodactyla und die Perissodactyla vereint.

Zunächst zu den als Eulipotyphla bezeichneten Säugetieren. Es sind dies Angehörige der Insektenfresser („Insectivora"). Nachdem man erkannt hatte, dass unter diesem Begriff sehr heterogene Einheiten zusammengefasst wurden, trennte HAECKEL (1866) die Spitzhörnchen und die Rüsselspringer u.a. wegen des fehlenden Blinddarms als Menotyphla von den übrigen rezenten Insectivora ab (Lipotyphla). Da seither nicht nur die Rüsselspringer und die Spitzhörnchen als Macroscelidea bzw. Scandentia, sondern auch die Tenreciden und Chrysochloriden als eigene Einheit (Afrosoricida) abgetrennt wurden, war ein neuer Name (= Eulipotyphla WADDELL et al. 1999) erforderlich. Damit ist der Kern der Insectivora, nämlich die Igelartigen (Erinaceomorpha) sowie die Spitzmausartigen und die Maulwürfe (Soricomorpha einschließlich *Solenodon*) gemeint.

Die ältesten Angehörigen der Erinaceomorpha sind aus dem Paleozän Nordamerikas (*Litolestes*) bekannt. Vertreter der Haarigel, die gegenwärtig mit drei Gattungen (*Echinosorex*, *Hylomys* und *Podogymnura*) auf Südostasien (samt Philippinen) beschränkt sind, waren im Jungtertiär in Eurasien und Nordamerika (z. B. *Galerix*, *Lanthanotherium*, *Deinogalerix*) verbreitet. Im jüngeren Alttertiär treten erstmalig auch Angehörige der Stacheligel mit *Amphechinus* auf der nördlichen Hemisphäre auf. Erst im Miozän erreichten sie auch Afrika. Auch die Soricomorpha waren bereits im Mittel-Eozän mit *Domnina* (= „*Protosorex*") in Nordamerika vertreten, Maulwurfverwandte kennt man seit dem Jung-Eozän (*Eotalpa*). Unter den Spitzmäusen (Soricidae) werden die Weißzahn- (Crocidurinae) und die Rotzahnspitzmäuse (Soricinae) unterschieden, die sich seit dem Mittel-Miozän artenreich entwickelt haben. Angehörige der Soricomorphen sind auch die Schlitzrüßler (Solenodontidae mit *Solenodon* von Kuba und Haiti), deren taxonomische Stellung wegen ihres zalambdodonten Bakkenzahngebisses lange Zeit umstritten war. Unter den Maufwurfsartigen (Talpidae) bilden die Spitzmausmaulwürfe oder Ohrenspitzmäuse mit *Uropsilus soricipes* die ursprünglichsten Formen. Heute auf Südchina und Burma (Myanmar) beschränkt, waren die Ohrenspitzmäuse im Jungtertiär auch in Nordamerika (*Mystipterus*) heimisch. Sie werden den übrigen Talpiden als Schwestergruppe gegenübergestellt (SHINOHARA et al. 2003). Die Talpiden haben zahlreiche subterran lebende (z. B. *Talpa*, *Scaptochirus*, *Scapanus*) und hemiaquatische Formen (*Desmana*, *Galemys*) hervorgebracht. Letztere waren im Jungtertiär in Europa und sogar auch in Nordamerika (z. B. *Mygalea*, *Desmanella*) heimisch. Talpinae und Desmaninae bilden Schwestergruppen.

Die Vorfahren der Eulipotyphla sind unter den Proteutheria (= Leptictida) der Ober-Kreide (z. B. *Kennalestes*) zu suchen.

Nun zu den Fledertieren (Chiroptera). Bilden die Fledermäuse (Microchiroptera) und die Flughunde (Megachiroptera) eine monophyletische Gruppe oder haben sich die Flughunde unabhängig von den Fledermäusen entwickelt? (vgl. dazu JONES & GENOWAYS 1970, PETTIGREW et al. 1989). Nach molekularbiologischen Daten bilden die Megachiroptera eine monophyletische Gruppe, die sich aus Microchiroptera (Rhinolophoidea) entwickelt hat (JONES et al. 2002, SPRINGER et al. 2001). Die ältesten, nicht ganz unumstrittenen Fossilfunde von Megachiropteren (*Archaeopteropus*) stammen aus dem Oligozän Italiens. Demgegenüber sind fossile Fledermäuse mit *Archaeonycteris* und *Icaronycteris* bereits aus dem Alt-Eozän von Europa bzw. Nordamerika bekannt. Es sind bereits voll flugfähige Chiropteren, die, von minimalen Unterschieden abgesehen, bereits modernen Fledermäusen entsprechen. Wie weitere Fossilfunde aus dem Mittel-Eozän belegen, waren diese Fledermäuse nach der Flugweise bereits damals weitgehend spezialisiert und orientierten sich auch schon nach dem Echolot-Prinzip, allerdings gibt es keine morphologischen Hinweise darüber, ob sie sehr hoch frequenten

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Ultraschall benutzt haben (HABERSETZER 1998). D.h., es gibt keine intermediären Stadien und auch keine Hinweise auf die Herkunft und Entstehung der Chiropteren. Archaeonycteriden konnten übrigens auch im älteren Eozän Australiens nachgewiesen werden (HAND et al. 1994).

Flughunde sind nur aus der Alten Welt bekannt. Auch ein Argument, daß sie im Eozän, als Nordamerika und Europa noch eine Landmasse bildeten, nicht existierten. Die Echolot-Ortung bei den Megachiropteren (Gattung *Rousettus* als Höhlenflughunde) ist unabhängig erworben worden, da die Schallerzeugung durch die Zunge und nicht durch den Kehlkopf wie bei den Fledermäusen erfolgt.

Mit den Schuppentieren (Pholidota: Gattung *Manis*) ist eine artenarme Gruppe von hochspezialisierten Säugetieren genannt, die nach molekularbiologischen Daten in die Nähe der Raubtiere bzw. als ihre Schwestergruppe eingestuft wird. Ursprünglich mit den Xenarthren und dem Erdferkel als „Edentata" (Zahnarme) zusammengefasst, haben sich die gemeinsamen Merkmale als Konvergenzen erwiesen, die primär mit einer ähnlichen Ernährung und Lebensweise in Zusammenhang stehen. Es ist eine eigenständige, ausschließlich altweltliche Gruppe, deren Anfänge bis ins Mittel-Eozän (*Eomanis*) zurückverfolgt werden können. Sie haben sich seither kaum verändert. Wie weit sie mit den alttertiären Palaeanodonten (z. B. *Metacheiromys*) verwandt sind wird diskutiert. Auf *Eurotamandua* aus dem Eozän wurde bereits oben verwiesen.

Mit den Raubtieren (Carnivora) ist eine Säugetiergruppe genannt, deren Monophylie gesichert erscheint. Die Gliederung in Landraubtiere (Fissipedia) und Robben (Pinnipedia) entspricht zwar nicht mehr modernen Gesichtspunkten, erweist sich jedoch als praktisch. Lange Zeit war die stammesgeschichtliche Herkunft der Robben umstritten, sogar eine diphyletische Entstehung wurde angenommen: Marderartige (*Potamotherium*, *Semantor*) x —> Seehunde, Hundeartige x —> Ohrenrobben. *Semantor macrurus* aus dem Jung-Miozän von Kasachstan ist ein hochspezialisierter Lutrine ähnlich dem Seeotter (*Enhydra*). Sämtliche Robben sind Abkömmlinge arctoider Raubtiere. Zahlreiche Parallelerscheinungen erschweren die Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Raubtiere.

Nach Fossilformen ist eine frühe Trennung der Raubtiere in zwei Hauptgruppen erfolgt: Arctoidea oder Caniformia und Aeluroidea oder Feliformia. Die Arctoidea umfassen die Marderartigen (Mustelidae), Waschbären (Procyonidae einschl. Ailuridae), Bären (Ursidae) und die Hundeartigen (Canidae). Als Feloidea werden Schleichkatzen (Viverridae und Herpestidae), die Katzenartigen (Felidae) und die Hyänen (Hyaenidae) klassifiziert.

Erstere (Arctoidea) werden auf Miacidae (erstmals im Jung-Paleozän), letztere auf Viverravidae (erstmals im Alt-Paleozän) zurückgeführt. Als ausgestorbene Feloidea kommen noch die Nimravidae, die im Jung-Eozän (z. B. *Nimravus*) erscheinen und mit *Sansanosmilus* im mittleren und *Barbourofelis* im jüngeren Miozän richtige Säbelzahnkatzen hervorgebracht haben. Die echten Katzen (Felidae) erscheinen mit *Proailurus* im Alt-Oligozän. Im Mio-Pliozän sind es nicht nur Großkatzen (*Panthera*) und Kleinkatzen (*Felis*), sondern auch Säbelzahnkatzen, die erst im Jung-Pleistozän (*Smilodon*) ausgestorben sind. Unter den Feliden nimmt der Gepard (*Acinonyx*) eine Sonderstellung ein, weshalb er als Schwestertaxon der übrigen Katzenartigen betrachtet wird (BININDA-EMONDS et al. 1999). Im Plio-Pleistozän waren Geparde (*Miraonyx*) auch in Nordamerika heimisch.

Die Schleichkatzen sind mit *Stenoplesictis* seit dem Alt-Oligozän (?Jung-Eozän) nachgewiesen. Eine Radiation auf Madagaskar führte zu etlichen Gattungen, von denen die Frettkatze (*Cryptoprocta ferox*) durch katzenähnliche Eigenschaften eine Sonderstellung einnimmt. Aber auch in Asien und Afrika entwickelten die Schleichkatzen eine Arten- und Formenfülle, von der nur Mangusten (*Mungos*) und Erdmännchen (*Suricata*) stellvertretend genannt seien.

Aus der Sicht der Paläontologen sind die Hyänen (Hyaenidae) Abkömmlinge von Schleichkatzen, die mit *Herpestides* aus dem Miozän Afrikas und Europas als älteste Gattung nachgewiesen sind. Mit den Ictitherien (z. B. *Ictitherium*) waren sie im Jungtertiär häufig. Mit *Hyaena* und *Crocuta* sind typische Hyänen erwähnt, während der Erdwolf (*Proteles cristatus*) eine Sonderstellung einnimmt. Gegenwärtig sind die Hyänen auf die Alte Welt beschränkt. Im Plio-Pleistozän waren sie mit *Chasmaporthetes* auch in Nordamerika verbreitet. Nach molekularbiologischen Daten bilden Feliden und Hyäniden Schwestergruppen.

Unter den Arctoidea sind die Marderartigen und die Waschbärenartigen oder Kleinbären untereinander näher verwandt, wobei dem Katzenbär oder kleinen Panda (*Ailurus fulgens*) nicht nur wegen seiner altweltlichen Verbreitung eine Sonderstellung zukommt, die verschiedentlich zur Abtrennung als eigene Familie (Ailuridae) geführt hat (NAGEL 2003). Nähere verwandtschaftliche Beziehungen zum Bambusbären oder großen Panda (*Ailuropoda melanoleuca*) bestehen nicht (THENIUS 1979). Unter den Procyoniden zählen die Katzenfretts (*Bassariscus*) zu den ursprünglichsten Angehörigen. Sie sind seit dem Mittel-Miozän in Nordamerika heimisch.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

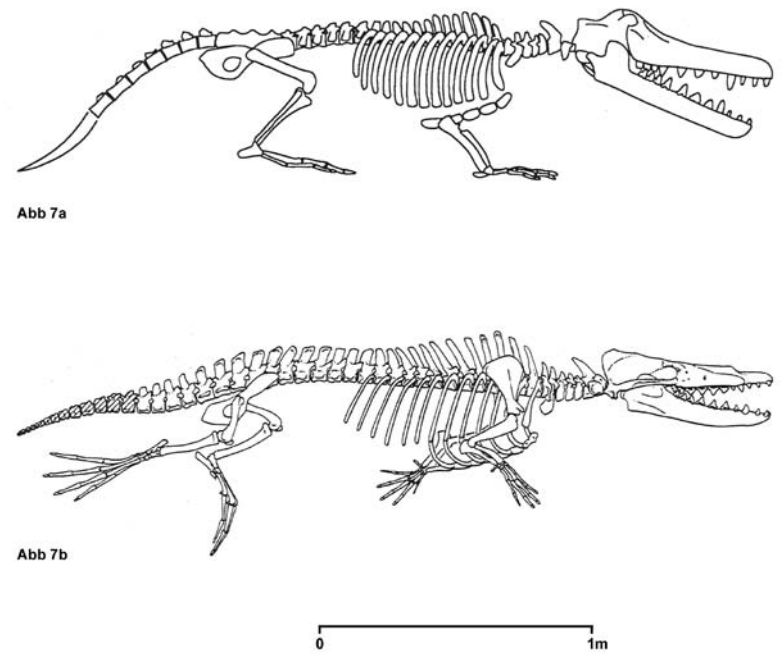


Abb. 7: Skelettrekonstruktion von primitiven Urwalen (sog. „Laufwale") aus dem Alt- bzw. Mittel-Eozän von Pakistan. **a**: *Ambulocetus natans* (Ambulocetidae) nach THEWISSEN et al. (1996), **b**: *Rodhocetus kasrani* (Protocetidae), verändert nach GINGERICH et al. (2001).

Von den Marderartigen (Mustelidae), die eine Fülle verschiedenster Formen hervorgebracht haben, seien hier nur die Fischotter erwähnt, die mit *Semantor macrurus* im Jung-Miozän Zentralasiens einen Fischotter entwickelt haben, der an den heutigen Seeotter (*Enhydra lutris*) des Nordpazifik erinnert. *Semantor* wurde vielfach als Ahnenform der Robben angesehen, was nicht nur wegen des erdgeschichtlichen Alters, sondern auch aus morphologischen Gründen nicht in Betracht kommt.

Mit *Procynodictis* und *Prohesperocyon* aus dem Eozän Nordamerikas ist der Eigenweg der Hundeartigen (Canidae) und ihre Entstehung in der Neuen Welt belegt. Mit diesem frühen Eigenweg wird verschiedentlich die Eigenständigkeit der Canoidea (neben Arctoidea und Feloidea) begründet. Durch *Hesperocyon* und andere Gattungen aus dem Alttertiär Nordamerikas ist die weitere Entwicklung dokumentiert. Unter den heutigen Caniden sind zwei Gruppen zu unterscheiden: Die Wolfsartigen mit *Canis*, *Lycaon* und *Cuon* sowie den südamerikanischen „Füchsen" (z. B. *Dusicyon*, *Cerdocyon* und *Chrysocyon*) und die Fuchsartigen mit *Vulpes* und *Otocyon* sowie die primitivste Gattung *Urocyon*. Unter den Wolfsartigen ist *Nyctereutes* die ursprünglichste rezente Gattung.

Unter den rezenten Großbären (Ursidae) sind zwei Gruppen, die Bären der Nordhemisphäre mit *Ursus* etc. und die neuweltlichen Kurzschnauzbären mit *Tremarctos* zu unterscheiden. Letztere waren mit Großformen (z. B. *Arctodus*) im Pleistozän Nordamerikas verbreitet. Als früher Seitenzweig ist der Bambusbär (*Ailuropoda melanoleuca*) Chinas anzusehen, der auf Grund morphologisch-anatomischer, physiologischer und ethologischer Eigenschaften als Angehöriger einer eigenen Familie (Ailuropodidae POCOCK) zu klassifizieren ist (THENIUS 1979). Für die Molekularbiologen ist der Bambusbär das Schwestertaxon der übrigen Großbären. Ein anderes Problem betrifft die Abstammung des Eisbären (*Ursus* [*Thalarctos*] *maritimus*). Einst als früher Seitenzweig der Ursidae angesehen (USPENSKI 1979), bestätigen nunmehr molekularbiologische Daten die von THENIUS bereits 1953 vertretene Auffassung, dass sich der Eisbär erst in erdgeschichtlich jüngster Zeit (Pleistozän) vom Braunbären (*Ursus arctos*) abgespalten hat (TALBOT & SHIELDS 1996). Er ist zugleich ein Beispiel der Phylogeographie, wonach er sich aus Populationen vom Alaska-Braunbären entwickelt hat.

Aus alttertiären Bärenverwandten haben sich die Robben entwickelt, die mit *Enaliarctos* erstmals im älteren Miozän nachgewiesen sind. Die einst vertretene Abstammung von hundeartigen Raubtieren wird heute nicht mehr vertreten. Unter den Robben lassen sich zwei Hauptgruppen, nämlich die Phocoidea (Seehunde oder Hundsrobben) und die Otarioidea (Ohrenrobben und Walroß) unterscheiden. Ihre Aufspaltung erfolgte im frühen Miozän. Mit *Enaliarctos* aus dem ältesten Miozän sind die ersten Ohrenrobben im Bereich des Nordpazifik nachgewiesen. Ihre Ausbreitung mit den Seelöwen (*Otaria*, *Zalophus*) und Seebären (*Arctocephalus*) erfolgte im Jungtertiär. Als Schwestergruppe gelten die Walrosse (*Odobenus*), die mit etlichen Gattungen (z. B. *Prorosmarus*, *Alachtherium*) einst weiter verbreitet waren als gegenwärtig. Die Phociden waren mit *Devinophoca* und den Mönchsrobben (z. B. *Monotherium*) als Warmwasserformen im Bereich der Tethys und der Paratethys im Jungtertiär verbreitet. Heute sind die Mönchsrobben (*Monachus*) nur mehr disjunkt verbreitet. Im Jungtertiär haben sich einerseits die Lobodontinen mit *Lobodon*, *Ommatophoca* und *Hydrurga* in der Antarktis, andererseits die See-Elefanten (*Mirounga*) entwickelt. Die Angehörigen der Phocinae (z. B. *Phoca*, *Erignathus*, *Cystophora*) sind Bewohner der Nordhemisphäre.

Damit wollen wir uns den Walen (Cetacea) als gegenwärtig ausschließlichen Wasserbewohnern zuwenden. Sie haben sich im Alttertiär aus landbewohnenden Säugetieren entwickelt die – wie jüngste Fossilfunde belegen – den Wurzelformen der Paarhufer (Artiodactyla) am nächsten stehen. Eine Erkenntnis, die in jüngster Zeit – wie bereits oben kurz angedeutet – durch molekularbiologische Daten bestätigt wurde. Daher auch der Begriff Cetartiodactyla für eine als monophyletisch eingestufte Gruppe von Säugetieren.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Zunächst aber zu den Cetaceen selbst. Innerhalb der Wale werden – unter Einschluß von Fossilformen – die Urwale (Archaeoceti), die Zahn- (Odontoceti) und die Bartenwale (Mysticeti) unterschieden. Urwale sind seit langem aus dem Jung-Eozän Nordafrikas (z. B. *Protocetus*, *Dorudon*, *Basilosaurus*) bekannt. Es sind bereits voll dem Wasserleben angepasste Säugetiere, die jedoch im Bau von Schädel und Gebiß viel ursprünglicher sind als die heutigen Zahnwale. In den letzten Jahren sind Reste von Urwalen aus dem älteren und mittleren Eozän Pakistans beschrieben worden, die nach Schädel und Gebiß zwar als primitive Zahnwale ausgewiesen sind, nach dem postcranialen Skelett jedoch als quadrupede, wohl amphibisch lebende Küstenbewohner einzustufen sind (z. B. *Ichthyolestes*, *Pakicetus*, *Ambulocetus*, *Artiocetus*) (THEWISSEN & FISH 1997, THEWISSEN et al. 2001, GINGERICH et al. 2001). Die Gliedmaßen dieser „Laufwale" erinnern an jene primitiver Paarhufer, wie sie etwa mit *Diacodexis* aus dem Alt-Eozän Nordamerikas als Angehörige der Dichobuniden (Artiodactyla) seit langem bekannt sind (Abb. 7). Befunde, welche Wale und Paarhufer als verwandte Säugetiergruppen ausweisen, zugleich aber auch nähere Beziehungen zu Mesonychiden als Angehörige der „Condylarthra" ausschließen sollten.

Damit haben sich die einst von Anatomen und Zoologen immer wieder betonten Affinitäten zwischen Walen und Paarhufern bestätigt (s.o.). Aus Urwalen entwickelten sich zunächst die Squalodontiden als „echte" Zahnwale (nach dem Schädelbau), um im Jungtertiär die verschiedensten Arten, von primitiven Flussdelphinen (z. B. *Inia*, *Platanista*) bis zu den Delphinen und Schweinswalen (z. B. *Delphinus*, *Orca*, *Phocaena*) sowie zum Pottwal (*Physeter*) hervorzubringen.

Über die Herkunft der Bartenwale ist die Fossildokumentation etwas spärlich. Mit *Aetiocetus* aus dem Ober-Oligozän und (?) *Janjucetus* aus dem Jungtertiär sind Wale mit einem etwas reduzierten Gebiss bekannt geworden, die möglicherweise zur Wurzelgruppe der Mysticeti gehören. Die seinerzeit von ABEL (1914) als Ahnenformen der Bartenwale beschriebenen Formen (*Patriocetus* und *Agriocetus*) aus dem Oligozän Oberösterreichs sind Angehörige der Zahnwale ohne direkte Beziehungen zu den Mysticeti. Früheste Angehörige der Bartenwale selbst sind mit *Llanocetus* und *Eumysticetus* aus dem Oligozän und mit *Cetotherium* als Cetotheriiden aus dem Miozän bekannt. Mit *Cetotheriopsis lintianus* (H. v. MEYER) (= „*Squalodon ehrlichi*" BRANDT) ist ein primitiver Vorläufer der Bartenwale aus den oligozänen Linzer Sanden bekannt (THENIUS 1958).

Die Paarhufer (Artiodactyla) sind gegenwärtig die artenreichste Gruppe unter den Huftieren. Die ältesten Angehörigen sind aus dem Alt-Eozän (z. B. *Diacodexis* als Dichobunide) bekannt. Das Backenzahngebiß ist bunodont, das postcraniale Skelett zeigt bereits das für Paarhufer typische Tarsalgelenk.

Unter den Paarhufern lassen sich drei Hauptgruppen unterscheiden: Die Schweineartigen im weitesten Sinn als Suiformes, die Schwielensohler (Tylopoda) und die Wiederkäuer (Ruminantia). Unter den Suiformes ist die Herkunft und Stellung der Flusspferde (Hippopotamidae) umstritten. Einerseits werden sie als nächste Verwandte tertiärzeitlicher Anthracotheriiden (z. B. *Anthracotherium*, *Merycopotamus*) angesehen, andererseits werden sie mit den Schweineartigen (i.e.S.) in Verbindung gebracht. Reste von Flusspferden sind erstmalig mit *Hexaprotodon* aus dem Jung-Miozän bekannt, also erdgeschichtlich sehr junge Formen. Am ehesten kommen – zumindest dem Gebiß nach – Vertreter der Tayassuiden (z. B. *Kenyapotamus*) aus dem Mittel-Miozän Ostafrikas als Ahnenformen in Betracht. Demgegenüber wird *Kenyapotamus* von BOISSERIE et al. (2005) nicht als Tayassuide, sondern als Angehöriger der Kenyapotaminae und damit als Vertreter der Hippopotamidae klassifiziert. Die Nabelschweine (Tayassuiden) sind gegenwärtig zwar auf die Neotropis beschränkt (*Tayassu*, *Catagonus*), sie waren jedoch im Tertiär auch in Eurasien und Afrika heimisch. Über ihren Ursprung (Nordamerika oder Asien, *Perchoerus* bzw. *Egatochoerus*; vgl. DUCROCQ 1994) wird diskutiert. In Europa erscheinen die Tayassuiden im Alt-Oligozän (*Doliochoerus*). In der Alten Welt verschwinden sie im Mio-Pliozän.

Die Schweineartigen (Suidae) erscheinen mit *Palaeochoerus* erstmalig im Oligozän Europas. Mit *Hyotherium* und *Chleuastochoerus* waren sie im Miozän Eurasiens verbreitet. Die Gattung *Sus* ist seit dem Pliozän bekannt. Die Neue Welt haben die Suiden nie erreicht. In Afrika haben sie im Jungtertiär und im Pleistozän mit Formen aus der weiteren Verwandtschaft von Warzenschwein (*Phacochoerus*) und Riesenwaldschwein (*Hylochoerus*) eine große Artenfülle mit etlichen Gattungen (z. B. *Kolpochoerus*, *Potamocheroides*, *Metridiochoerus*, *Stylochoerus*) entwickelt.

Die in Nordamerika entstandenen Tylopoden sind gegenwärtig in ihrem Ursprungsland ausgestorben. Die im Jungtertiär Nordamerikas häufigen Lamas sind heute auf Südamerika (*Lama*, *Vicugna*) beschränkt. In Asien sind die Schwielensohler mit Kamelen („*Paracamelus*") im späten Jungtertiär (Turolium) eingewandert. Die heute in weiten Teilen Australiens verbreiteten Dromedare sind Nachkommen eingeführter, verwilderter Haustiere.

Mit den eigentlichen Wiederkäuern (Ruminantia: Tragulina und Pecora) ist die erfolgreichste Paarhufergruppe genannt. Ihre Entstehung hängt mit der Ausbreitung von Savannen und damit der Gräser (Poaceen

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

= „Gramineen"), die so richtig im ausgehenden Alttertiär begann, zusammen. Zunächst dominierten noch die Tragulina mit den Zwerghirschen (Tragulidae, z. B. *Dorcatherium*), ferner die Moschustiere (Moschidae: *Dremotherium*, *Amphitragulus*) und die Hirsche (Cervidae) unter den Pecora. Unter letzteren herrschen im Jungtertiär zunächst die Muntjakhirsche (Muntiacinae mit *Procervulus*, *Dicroceros* und *Euprox*) vor. Mit dem Rothirsch (*Cervus elaphus*), den ausgestorbenen Riesenhirschen (z. B. *Megaloceros*) und dem Elch (*Alces alces*) erreichten die Cerviden im Plio-Pleistozän ihre „Evolutionsspitze".

Giraffenartige waren im Jungtertiär Eurasiens und Afrikas mit den Palaeomeryciden (z. B. *Palaeomeryx*) und den Giraffiden (z. B. *Palaeotragus*, *Samotherium*, *Bramatherium*) artenreich vertreten. Während sie in Afrika mit *Giraffa* und *Okapia* überlebten, starben sie in Eurasien im Plio-Pleistozän aus. Die Neue Welt haben Giraffen nie erreicht.

Dafür entwickelten sich in Nordamerika als Verwandte des heutigen Gabelbockes (*Antilocapra americana*) in Ermangelung echter Antilopen die Merycodontinen mit zahlreichen Arten und Gattungen (z. B. *Merycodus*, *Ramoceras*, *Cosoryx*). Sie starben im frühen Pliozän, vor etwa 5 Millionen Jahren aus. Von den eigentlichen Gabelböcken (Antilocapridae) hat nur *Antilocapra* überlebt. Die Antilocapriden stehen den Boviden näher als den Cerviden.

Die artenreichste Gruppe von Wiederkäuern ist jedoch jene der Hornträger (Bovidae), die gegenwärtig in Afrika und in weiten Teilen Eurasiens und Nordamerikas mit über 120 Arten, die 45 Gattungen angehören, heimisch sind. *Eotragus* aus dem Miozän Europas und Afrikas gilt als älteste Gattung der Hornträger. Aus dem Miozän Eurasiens und Afrikas sind zahlreiche Arten und Gattungen in Form von Duckern, Böckchen, Gazellen und verschiedenen Antilopen sowie die Ziegenartigen (Caprinae) und die Rinderartigen (Bovinae) bekannt. Unter den letzteren bildet die Nilgauantilope (*Boselaphus tragocamelus*) Indiens die ursprünglichste rezente Art. Unter den eigentlichen Rindern zählt die Gattung *Bos* (mit *Bos primigenius*) zur evoluiertesten.

Als letzte Gruppe unter den Laurasiatheria sind die Unpaarhufer (Perissodactyla) zu erwähnen. Gegenwärtig sind sie mit den Einhufern (Equidae), Tapiren (Tapiridae) und den Nashörnern (Rhinocerotidae) vertreten. Die geringe Zahl der heutigen Arten deutet darauf hin, dass es sich um eine im Vergleich zu den Paarhufern im Niedergang befindliche Gruppe handelt, was durch Fossilfunde bestätigt wird. Der stammesgeschichtliche Höhepunkt der Perissodactylen war im Alttertiär erreicht worden, als etliche Familien in Nordamerika und Eurasien verbreitet waren und auch völlig ausgestorbene Gruppen (z. B. Brontotherioidea und Chalicotherioidea) existierten. Durch Fossilfunde konnte auch die Verbreitungsgeschichte der heutigen Familien aufgeklärt werden. So sind etwa die Einhufer in ihrem Ursprungsland (Nordamerika) ausgestorben. Es kam drei mal zu einer Einwanderung in Eurasien (*Anchitherium*, *Hipparion* und *Equus*).

Unter den Perissodactyla sind zwei Hauptgruppen zu unterscheiden, die Hippomorpha mit den Equiden und den ausgestorbenen Palaeotheriiden (z. B. *Propalaeotherium*, *Palaeotherium*) und die Ceratomorpha oder Tapiromorpha mit den Tapiren und den Nashörnern. Die beiden letztgenannten sind Schwestergruppen. Alle Unpaarhufer lassen sich von Urhuftieren (Condylarthra i.e.S.) des ältesten Tertiärs (z. B. *Phenacodus*, *Hyopsodus*) ableiten. Mit *Radinskya* aus dem Jung-Paleozän Chinas ist der älteste Angehörige der Unpaarhufer bekannt. *Hyracotherium* (= „*Eohippus*") aus dem Alt-Eozän von Nordamerika und Europa ist der älteste Angehörige der Equiden. Es ist eine dreizehige und vierfingrige katzengroße Form mit niedrigkronigen Backenzähnen. Besonders bekannt wurde die sog. Pferdereihe mit *Orohippus* (Mittel-Eozän), *Mesohippus* (Oligozän), *Merychippus* (Miozän), *Pliohippus* (Mio-Pliozän) und *Equus* (Pliozän-Quartär) aus Nordamerika, welche die Umwandlung von vierfingrigen zu einhufigen Arten dokumentiert. Zugleich kam es zu einer Größenzunahme und zur Umwandlung der ursprünglich bunodonten, niedrigkronigen Backenzähne zu lophoselenodonten, hochkronigen Molaren. Weiters erfolgte eine Molarisierung der Prämolaren (außer P 1/1). Die ursprünglichen Blatt- und Zweigfresser („browser") der Urwälder wurden im Lauf der Evolution zu Grasfressern („grazer") der Savannen bei entsprechender Umgestaltung des Darmtraktes.

Unter den Ceratomorpha sind die gegenwärtig disjunkt verbreiteten Tapire in vieler Hinsicht die altertümlichsten Unpaarhufer. Sie sind mit *Radinskya* aus dem Jung-Paleozän Chinas bzw. mit *Heptodon* (Helaletidae) erstmalig aus dem Alt-Eozän von Asien und Nordamerika nachgewiesen. Angehörige der Tapiriden erscheinen erst im Oligozän (*Eotapirus*). Die Gattung *Tapirus* (i.w.S.) ist seit dem Jung-Miozän bekannt. Die Trennung der neotropischen und asiatischen Tapire dürfte bereits im frühen Miozän, vor mehr als 20 Millionen Jahren erfolgt sein, weshalb für den asiatischen Schabrackentapir („*Tapirus*" *indicus*) auch verschiedentlich die gattungsmäßige Trennung als *Acrocodia* vorgezogen wird (Groves 2006).

Von den fünf lebenden Nashornarten (Rhinocerotidae) ist das Sumatranashorn als Angehörige der seit dem Jung-Oligozän bekannten Gattung *Dicerorhinus* die altertümlichste Art (*Dicerorhinus sumatrensis*). Sie ist akut vom Aussterben bedroht. *Rhinoceros*, *Diceros* und *Cerato-*

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

therium treten erst im Jung-Miozän auf. Die Rhinocerotiden waren noch zur Tertiärzeit durch verschiedene kleine, agile Formen, durch semiaquatische flusspferdähnliche Arten sowie auch Riesenformen als „browser" (z. B. *Indricotherium*), aber auch durch „grazer" mit hochkronigen, dauernd nachwachsenden Backenzähnen, wie *Iranotherium* und *Elasmotherium* (im Pleistozän) formenreich vertreten. Mit dem Aufstieg der Paarhufer (Ruminantia) setzte der Rückgang der Rhinocerotiden ein.

Fazit

Molekularbiologische Daten haben zweifellos wertvolle Hinweise zur Klärung verwandtschaftlicher Beziehungen innerhalb der Säugetiere erbracht. Besonders bei „adaptiv" stark veränderten Formen (z. B. Bambusbär, Erdferkel, Eisbär, Dschelada, Fingertier, Wale) hat die Molekularbiologie Klarheit über die stammesgeschichtliche Herkunft erbracht und dadurch die Arbeitshypothese des Verfassers (1976a, 1989) bestätigt, dass die Protein-Evolution die adaptiv bedingten, jedoch taxonomisch wichtigen morphologischen Veränderungen nicht widerspiegelt. Die „adaptive" Evolution ist besonders dann beschleunigt, wenn eine neue ökologische Nische okkupiert wird (ARNASON et al. 1995).

Zusammenfassung

Nach einer Definition des Begriffes Säugetier werden die neuesten Befunde und Erkenntnisse der Molekularbiologie und der Paläontologie bzw. Morphologie an Hand der Prototheria (Monotremata), der Metatheria (Marsupialia) und der Eutheria (Placentalia) einander gegenübergestellt.

Konkret betreffen die Ergebnisse vor allem die Großgliederung der Placentalia, indem nach molekularen Daten vier Großgruppen (Xenarthra, Afrotheria, Euarchonta + Glires und Laurasiatheria) unterschieden werden. Damit wurde die Sonderstellung der Xenarthra bestätigt, denen bereits durch MCKENNA (1975) die übrigen Placentalia als Epitheria gegenübergestellt wurden. Mit den Afrotheria wurde die Stellung der Macroscelidea und der Tubulidentata geklärt, mit den „Afrosoricida", die den Zalambdodonta GILL (1884) entsprechen, ist ihre Sonderstellung gegenüber den den restlichen „Insectivora" bestätigt worden. Mit dem Begriff Paenungulata SIMPSON (1945) werden die Sirenia, Proboscidea und Hyracoidea als näher verwandte Ordnungen anerkannt. Mit der Bezeichnung Euarchonta wurde der von GREGORY (1912) geprägte Begriff Archonta wieder aufgegriffen (allerdings ohne Chiroptera). Mit dem bereits von LINNÉ (1758) eingeführten Begriff Glires (Lagomorpha und Rodentia) ist eine hinsichtlich ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen nach wie vor heftig diskutierte „Einheit" von placentalen Säugetieren genannt.

Unter den Laurasiatheria sind mit den Cetartiodactyla (Cetacea + Artiodactyla) die von Morphologen längst vermuteten verwandtschaftlichen Beziehungen bestätigt worden. Mit den Eulipotyphla ist die „Kerngruppe" der Insectivoren genannt aber auch die Chiroptera (mit den Micro- und Megachiroptera) als monophyletisch erkannt worden. Überraschend ist hingegen das Schwestergruppenverhältnis zwischen Carnivora und Pholidota (= Ferae).

Molekularbiologische Daten haben zweifellos nicht nur wertvolle Fortschritte für die Beurteilung verwandtschaftlicher Beziehungen der Großgruppen innerhalb der Säugetiere erbracht, sondern auch für „adaptiv" stark veränderte Arten (Bambusbär, Fingertier, Erdferkel, Eisbär, Robben, Wale). Letztere sind eine Bestätigung der vom Verf. seit Jahrzehnten vertretenen Arbeitshypothese, dass die „adaptive" Evolution rascher verläuft als die molekulare oder „Protein"-Evolution.

Zugleich ist damit jedoch aufgezeigt, dass molekularbiologische Daten für die Phylogenie wichtiger sind als für die Taxonomie.

Danksagung

Für den Arbeitsplatz am Institut für Paläontologie der Universität Wien sei deren jeweiligen Vorständen mein verbindlichster Dank ausgesprochen.

Für die Umsetzung des handschriftlichen Manuskriptes in den druckfertigen Text (CD) möchte ich Frau Karin Lippert vom og. Institut herzlichst danken. Für die oft mühevolle Beschaffung von Literatur sei hier stellvertretend für alle Bibliothekar/innen Herrn Prof. Mg. Dr. Karl Rauscher, Institut für Paläontologie der Universität Wien, bestens gedankt. Den Herren David Marjanovic, Wien, und Prof Dr. Jens Rust, Bonn, danke ich für Literaturhinweise.

Für die Anfertigung von Graphiken bin ich Herrn Johannes Rauch † (Biologiezentrum der Oberösterreichischen Landesmuseen) zu Dank verpflichtet.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Literatur

ABEL O. (1914): Die Vorfahren der Bartenwale. — Denkschr. K. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. **90**: 155-224.

AMRINE-MADSEN H., SCALLY M., WESTERMANN M., STANHOPE M., KRAJEWSKI M.J. & M.S. SPRINGER (2003): Nuclear gene sequences provide for the monophyly of australidelphian marsupials. — Molec. Phylogenetics & Evol. **28**: 186-196.

ANDERSON S. & J. KNOX JONES (eds; 1984): Orders and families of recent mammals of the World. 2nd ed. — New York (John Wiley & Sons): xii + 1-686.

ARNASON U., BODEN K., GULLBERG A., LEDJE C. & S. MOUCHATY (1995): A molecular view of pinnipeds relationships with particular emphasis on the true seals. — J. Molec. Evol. **40**: 78-85.

ASHER R.J., MENG J., WIBLE J.R., MCKENNA M.C., ROUGIER G.W., DASHZEVEG D. & M.J. NOVACEK (2005): Stem Lagomorpha and the antiquity of Glires. — Science **307**: 1091-1104.

ASHER R.J., NOVACEK M.J. & J.H. GEISLER (2003): Relationships of endemic African mammals and their fossil relatives based on morphological and molecular evidence. — J. Mammal. Evol. **10**: 131-194.

AX P. (1988): Systematik in der Biologie. — Stuttgart (G. Fischer), UTB **1502**: ix + 1-178.

AX P. (1995): Das System der Metazoa. — Stuttgart (G. Fischer): 1-228.

BININDA-EMONDS O.R.P., GITTLEMAN J.L. & A. PURVIS (1999): Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). — Biol. Rev. **74**: 143-175.

BLAINVILLE H.M. Ducrotay de (1816): Prodrome d'une nouvelle distribution systematique du règne animal. — Bull. Sci. Soc. Philom. Paris (3) **3**: 105-124.

BOISSERIE J.-R., F. LIHOREAU & M. BRUNET (2005): The position of Hippopotamidae within Cetartiodactyla. — Proc. Nation. Acad. Sci. **102**: 1537-1541.

BRANDT J.F. (1855): Beiträge zur näheren Kenntnis der Säugetiere Russlands. — Mém. Acad. Imper. Sci. St. Pétersbourg (6) **9** (1): 1-365.

BUTLER P.M. (1988): Phylogeny of the insectivores. — In: JOYSEY K.A. & T.S. KEMP (eds): Studies in vertebrate evolution. Edinburgh (Oliver & Boyd): 253-265.

CZELUSNIAK J., GOODMAN M., KOOP B.F., DE JONG W.W. & G. MATSUDA (1990): Perspectives from aminoacid and nucleotid sequences on cladistic relationships among higher taxa of Eutheria. — Current Mammal. **2**: 545-572.

DOMNING D.P. (2001): The earliest known fully quadrupedal sirenian. —— Nature **413**: 625-627.

DUCROCQ St. (1994): An Eocene peccary from Thailand and the biogeographical origins of the artiodactyl family Tayassuidae. — Palaeontology **37**: 765-779.

FISCHER M.S. (1986): Die Stellung der Schliefer (Hyracoidea) im phylogenetischen System der Eutheria. —Courier Forsch. Inst. Senckenberg **84**: 1-129.

FISCHER M.S. & P. TASSY (1993): The interrelation between Proboscidea, Sirenia, Hyracoidea, Mesaxonia: the morphological evidence. — In: SZALAY F.S., NOVACEK M.J. & M.C. MCKENNA (eds): Mammal phylogeny, vol. II, Placentals, New York (Springer): 217-234.

FLANNERY T.F., ARCHER M., RICH T.H. & R. JONES (1995): A new family of monotremes from the Cretaceous of Australia. — Nature **377**: 418-420.

GAUPP E. (1913): Die Reichert'sche Theorie (Hammer, Amboß- und Kieferfrage). — Arch. Anat. Entw. Gesch. 1912 (Suppl.): 1-416.

GHEERBRANDT E., SUDRE J., CAPETTA H. & G. BIGNOT (1998): Phosphatherium escuilliei from the Thanetien of the Ouled Abdoun Basin (Morocco), oldest known Proboscidean (Mammalia) from Africa. — Geobios **31**: 247-269.

GIDLEY J.W. (1912): The lagomorphs an independent order. — Science n.s. **36** (922): 285-286.

GINGERICH P.D., HAQ M., ZALMONT J.S., KHAN J.H. & M.S. MALKANI (2001): Origin of whales from early artiodactyls: hand and feet of Eocene Protocetidae from Pakistan. — Science **293**: 2239-2242.

GORGAS K. (1967): Vergleichend-anatomische Untersuchungen am Magen-Darmkanal der Rodentia. — Z. wiss. Zool. **175**: 237-404.

GREGORY W.K. (1910): The order of mammals — Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **27**: 1-524.

GREGORY W.K. (1947): The monotremes and the palimpsest theory. — Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **88**: 1-52.

GROVES C.P. (2006): Taxonomie und Phylogenie der Tapire. — In: TODD CH. & U. GANSLOßER (Hrsg.): Die Tapire. Fürth (Filander Verlag): 11-23.

HABERSETZER J. (1998): Echoortung im Alttertiär. — In: KOENIGSWALD W.v. & G. STORCH (Hrsg.): Messel. Ein Pompeji der Paläontologie. Thorbecke Species **2**, Sigmaringen (Thorbecke Verlag): 134-135.

HAECKEL E. (1866): Generelle Morphologie der Organismen II. — Berlin: 1-462.

HAND S., NOVACEK M., GODTHELP H. & M. ARCHER (1994): First Eocene bats from Australia. — J. Vertebr. Paleont. **14**: 375-381.

JONES J.K. & H.H. GENOWAYS (1970): Chiropteran Systematics. — In: SLAUGHTER B.H. & D.W. WALTON (eds): About Bats: a chiropteran symposium. Dallas (South. Methodist Univ. Press): 3-21.

JONES K.E., PURVIS A., MACLARNON A., BININDA-EMONDS O.R.P. & N.B. SIMMONS (2002): A phylogenetic supertree of the bats (Mammalia: Chiroptera). — Biol. Rev. **77**: 223-259.

KEMP T.S. (2005): The origin and evolution of mammals. —Oxford (Univ. Press): x + 1-331.

KERMACK D.M. & K.A. KERMACK (1984): The evolution of mammalian characters. — Washington (Kapitan Szabo Publ.): x + 1-149.

KIELAN-JAWOROWSKA Z, CIFELLI R.L. & Z.-X. LUO (2004): Mammals from the Age of Dinosaurs. Origins, evolution and structure. — New York (Columbia Univ. Press): xv + 1-630.

KIELAN-JAWOROWSKA Z., CROMPTON A.W. & F.A. JENKINS (1987): The origin of egg-laying mammals. — Nature **326**: 871-873.

KIRSCH J.A.W. (1977): The comparative serology of Marsupialia, and a classification of marsupials. — Austr. J. Zool. Ser. **52**: 1-152.

KIRSCH J.A.W. & G.C. MAYER (1998): The platypus is not a rodent. DNA hybridisation, amniote phylogeny and the palimpsest theory. — Philos. Trans. Roy. Soc. (B) **353**: 1221-1237.

KRAUSE D.W. & J.F. BONAPARTE (1990): The Gondwanatheria, a new suborder of Multituberculata from South America. — J. Vertebr. Paleont. **9**, Suppl. to No. 3: 48A.

KULL U. (2006): Dinosaurier als Weidetiere. — Naturw. Rdsch. **59**: 261.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

KUMAR S. & B. HEDGES (1998): A molecular time scale for vertebrate evolution. — Nature **392**: 917-920.

LA VERGNE A., DOUZERY E., STICKLER T., CATZEFLIS F.M. & M.S. SPRINGER (1996): Interordinal mammalian relationships: Evidence for paenungulate monophyly by complete mitochondrial 12SrRNA sequences. — Molec. Phylogenetis & Evol. **6**: 245-258.

LI C.-K. & S.-Y. TING (1993): New cranial an postcranial evidence for the affinities of the eurymylids (Rodentia) and mimotonids (Lagomorpha). — In: SZALAY F.S., NOVACEK M.J. & M.C. MCKENNA (eds.): Mammal phylogeny: Placentals. New York (Springer): 151-158.

LINNÉ C. (1758): Systema naturae. vol. 1. Regnum animale. 10. Aufl. — Stockholm (Laurentii Salvii): 1-824.

LIU F.- G.R. & M.M. MIYAMOTO (1999): Phylogenetic assessment of molecular and morphological data for eutherian mammals. — System. Biol. **48**: 54-64.

LUO Z.-X., CIFELLI R.L. & Z. KIELAN-JAWOROWSKA (2001): Dual origin of tribosphenic mammals. — Nature **409**: 53-57.

LIU F.-G.R., MIYAMOTO M.M., FREIRE N.P., ONG P.Q., TENNANT M.R., YANG T.S. & K.F. GUGEL (2001): Molecular and morphological supertree for eutherian (placental) mammals. — Science **291**: 1786-1789.

LUO Z.-X., WIBLE J.R. & C.-X. YUAN (2003): Early Cretaceous tribosphenic mammal and metatherian evolution. — Science **302**: 1934-1940.

MACDONALD D. (Hrsg.; 2004): Die große Enzyklopädie der Säugetiere. —Königswinter (Tandem Verlag): xxxi + 1-930.

MAIER W. (1993): Cranial morphology of the Therian common ancestor. — In: SZALAY F.S.M., NOVACEK J. & M.C. MCKENNA (eds.): Mammal Phylogeny, Mesozoic differentiation etc. New York (Springer): 165-181.

MAISCH M. (2005): Mehrfach unabhängige Entstehung des Säugetiermittelohres? — Naturw. Rdsch. **58**: 434-436.

MAISCH M. (2006a): Ein grabender Säuger aus dem Oberjura. — Naturw. Rdsch. **59**: 321-322.

MARTIN Th. (2006b): Fischotterähnliche Säuger aus dem Jura entdeckt. — Natur & Mus. **136**: 134-135.

MARTIN Th. (2006): Ein „Wassermaulwurf" aus der Jurazeit. — Natur & Mus. **136**: 184-185.

MCKENNA M.C. (1975): Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. — In: LUCKETT W.P. & F.S. SZALAY (eds.): Phylogeny of Primates. New York (Plenum Publ. Corp.): 21-46.

MCKENNA M.C. & S.K. BELL (1997): Classification of mammals above the species level. — New York (Columbia Univ. Press): xii + 1-631.

MCKENNA M.C. & J. MENG (2001): A primitive relative of rodents from the Chinese Paleocene. — J. Vertebr. Paleont. **21**: 565-572.

MENG J., WYSS A.R., DAWSON M. & R.-J. ZHAI (1994): Primitive fossil rodent from Inner Mongolia and its implications for mammalian phylogeny. — Nature **370**: 134-136.

MUIZON Ch. de (2001): Walking with whales. — Nature **413**: 259-260.

MURPHY W.J., EIZIRIK E., JOHNSON W.E., ZHANG Y.P., RYDER O.A. & S.J. O'BRIEN (2001): Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. — Nature **409**: 614-618.

MUSSER A.M. & M. ARCHER (1998): New information about the skull and dentary of the Miocene platypus Obdurodon dicksoni, and a discussion of ornithorhynchid relationships. — Philos. Trans. Roy. Soc. (B) **353**: 1063-1079.

NAGEL D. (2003): Carnivora from the Middle Miocene hominoid locality of Candir (Turkey). — Courier Forsch.-Inst. Senckenberg **240**: 113-131.

NOVACEK M.J., WYSS A.R. & M.C. MCKENNA (1988): The major groups of eutherian mammals. — In: BENTON M.J. (ed.): The Phylogeny and classification of the Tetrapods. 2. Mammals. Oxford (Clarendon Press), System. Assoc. Spec. vol. **35** B: 31-71.

PETTIGREW J.P., JAMIESON B.G.M., ROBSON S.K., HALL L.S., MCNALLY K.J. & H.M. COOPER (1989): Phylogenetic relations between microbats, megabats and primates. — Philos.-Trans. Roy. Soc. B **325**: 489-554.

PURVIS A. (1995): A composite estimate of primate phylogeny. — Philos. Trans. Roy. Soc. B **348**: 405-421.

RASMUSSEN D.T. & E.L. SIMONS (2000): Ecomorphological diversity among paleogene hyracoids (Mammalia): A new cursorial browser from the Fayum, Egypt. — J. Vertebr. Paleont. **20**: 167-176.

REICHERT C. (1837): Über die Visceralbögen der Wirbeltiere im allgemeinen und deren Metamorphosen bei den Vögeln und Säugetieren. — Arch. Anat. Physiol. wiss. Medizin **1837**: 120-222.

ROSE K.D. (1999): Eurotamandua and Palaeanodonta: Convergent or related? — Paläont. Z. **73**: 395-401.

SCALLY M., MADSEN O., DOUADY C.J., DE JONG W.W., STANHOPE M.J. & M.S. SPRINGER (2002): Molecular evidence for the major clades of Placental mammals. — J. Mammal. Evolution **8**: 239-277.

SEIFFERT E.R., SIMONS E.L. & Y. ATTIA (2003): Fossil evidence for an ancient divergence of lorises and galagos. — Nature **422**: 421-424.

SHINOHARA A., CAMPBELL K.L. & H. SUZUKI (2003): Molecular phylogenetic relationships of moles, shrew moles, and desmans from the New and Old World. — Molec. Phylogenetics & Evol. **27**: 247-258.

SIMPSON G.G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. — Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **85**: xvi + 1-530.

SPRINGER M.S., KIRSCH J.A.W. & J.A. CASE (1997): The chronicle of marsupial evolution. — In: GIVNISH H.J. & K.J. SYTSMA (eds): Molecular evolution and adaptive radiation. Cambridge (Univ. Press): 129-157.

SPRINGER M.S., AMRINE H.M., BURK A. & M.J. STANHOPE (1999): Additional support for Afrotheria and Paenungulata, the performance of mitochondrial versus nuclear genes. — System. Biol. **48**: 65-75.

STANHOPE M.J., WADDELL V.G., MADSEN O., DEJONG W.W., HEDGES S.B., CLEVEN G.C., KAO D. & M.S. SPRINGER (1998): Molecular evidence for multiple origins of Insectivora and for a new order of endemic African insectivore mammals. — Proc. Nation. Acad. Sci. USA **95**: 9967-9972.

STORCH G. (1981): *Eurotamandua joresi*, ein Myrmecophagide aus dem Eozän der "Grube Messel" bei Darmstadt (Mammalia: Xenarthra). — Senckenbergiana lethaea **61**: 247-289.

TALBOT S.L. & G.F. SHIELDS (1996): Phylogeography of brown bears (*Ursus arctos*) of Alaska and the paraphyly within the Ursidae. — Molec. Phylogenetics & Evol. **5**: 477-494.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

THENIUS E. (1953): Zur Analyse des Gebisses des Eisbären, *Ursus* (*Thalarctos*) *maritimus* PHIPPS, 1774. — Säugetierkdl. Mitt. **1**: 1-7.

THENIUS E. (1958): The whale of Ausria – a witness of the past. — Norsk Hralfangst – Tidende **47**(4), 172-176. Sandefjord.

THENIUS E. (1969): Phylogenie der Mammalia. Stammesgechichte der Säugetiere. — Handb. Zool. VIII, Teil 2. Berlin (W. de Gruyter): viii + 1-722.

THENIUS E. (1976a): Protein Evolution and „adaptive" Evolution. Bemerkungen zu einer Arbeitshypothese. — Natur & Mus. **106**: 363-370.

THENIUS E. (1976b): Allgemeine Paläontologie. — Wien, Eisenstadt (Prugg Verlag): 1-157.

THENIUS E. (1979): Zur systematischen und phylogenetischen Stellung des Bambusbären. — Z. Säugetierkunde **44**: 286-305.

THENIUS E. (1988): Stammesgeschichte (der Beuteltiere). — München (Kindler): 219-231.

THENIUS E. (1989): Moleculare und „adaptive" Evolution, Kladistik und Stammesgeschichte. Ergänzungen zu einer Arbeitshypothese. — Z. zool. System. Evol. Forschg. **27**: 94-105.

THENIUS E. (2000): Lebende Fossilien. Oldtimer der Tier- und Pflanzenwelt. Zeugen der Vorzeit. 2. Aufl. —München (Pfeil-Verlag): 1-227.

THEWISSEN J.G.M. (1985): Cephalic evidence for the affinities of Tubulidentata. — Mammalia **49**: 257-284.

THEWISSEN J.G.M. & R.E. FISH (1997): Locomotor evolution in the earliest Cetaceans: functional model, modern analogues and paleontological evidence. — Paleobiology **23**: 482-490.

THEWISSEN J.G.M., MADAR S.J. & S.T. HUSSAIN (1996): *Ambulocetus natans*, an Eocene cetacean (Mammalia). — Courier Forsch. Inst. Senckenberg **191**: 1-86.

THEWISSEN J.G.M., WILLIAMS E.M., ROE L.J. & S.T. HUSSAIN (2001): Skeletons of terrestial cetaceans and the relationships of whales to artiodactyls. — Nature **413**: 277-281.

USPENSKI S.M. (1979): Der Eisbär. — Die Neue Brehm-Bücherei **201**, Wittenberg (Ziemsen): 1-112.

WADDELL P.J., OKADA N. & N. HASEGAWA (1999): Toward resolving the interordinal relationships of placental mammals. — System. Biol. **48**: 1-6.

WEBER M. (1904): Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia. — Jena (G. Fischer): xii + 1-866.

WIBLE J.R. & J.A. HOPSON (1993): Basicranial evidence for early mammal phylogeny. — In: SZALAY F.S., NOVACEK M.J. & M.C. MCKENNA (eds.): Mammal Phylogeny. Multituberculates, Monotremes etc. New York (Springer): 45-62.

WYSS A.R., FLYNN J.J., NORFELL M.A., SWISHER C.C., CHARRIER R., NOVACEK M.J. & M.C. MCKENNA (1993): South America's earliest rodent and recognition of a new interval of mammalian evolution. — Nature **365**: 434-437.

ZIEGLER R. (1999): Order Marsupialia. *Amphiperatherium*, the last European opossum. — In: RÖSSNER G. & K. HEISSIG (eds): The Miocene Land Mammals of Europe. München (Pfeil-Verlag): 49-52.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Prof. Dr. Erich THENIUS
Institut für Paläontologie der Universität, Geozentrum
Althanstrasse 14
1090 Wien
Austria